

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: biologie

Studijní obor: zoologie



**Bc. Lenka Jůnová**

Vliv typu diskriminační úlohy na rychlost a efektivitu diskriminačního učení vůči  
aposematické kořisti u ptačích predátorů

Effect of type of discrimination task on rate and effectiveness of discrimination learning to  
avoid aposematic prey in avian predators

**Diplomová práce**

Školitel: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Lucia Doktorovová

Praha 2020

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci zpracovávala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného či stejného akademického titulu.

V Praze, 6. 1. 2020

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce, doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D., a své konzultantce, Mgr. Lucii Doktorovové, za jejich trpělivost, čas a velkou pomoc při experimentování a psaní této diplomové práce. Velké poděkování patří také mým rodičům, kteří mě po celou dobu mého studia podporovali.

## Abstrakt

Predátoři se při učení rozlišovat jedlou kořist od nejedlé mohou v přírodě setkat s jednotlivými typy kořisti postupně nebo s více typy najednou. Při testování diskriminačního učení ptačích predátorů v souvislosti s aposematickou kořistí se používají experimentální uspořádání zaměřené na sekvenční i simultánní předkládání kořisti. Mohou se lišit mírou obtížnosti pro predátora, což může ovlivnit výsledky testů, efektivita diskriminačního učení v sekvenčních a simultánních úlohách však ještě nebyla přímo experimentálně porovnávána. Testovali jsme vliv typu diskriminační úlohy na efektivitu učení vyhýbat se aposematické kořisti a účinnost zapamatování si averze u dospělců i mláďat sýkory koňadry (*Parus major*), a to ve dvou typech sekvenční úlohy (pravidelné a náhodné) a v jednom typu simultánní úlohy (arénové). Ptáci se učili první den rozeznávat jedlou a nejedlou uměle vytvořenou kořist a druhý den se v paměťovém testu zjišťovala míra zapamatování si averze. Diskriminačním podnětem byla barva (alternativně červená/zelená) nebo vzor (alternativně skvrny/pruhy). Výsledky experimentu ukázaly, že sýkory se naučily diskriminovat lépe pomocí barvy než pomocí vzoru. Dospělé sýkory se naučily diskriminovat lépe než mláďata, a to nezávisle na typu úlohy. Vliv věku a pohlaví se projevil jen u některých úloh. Arénová úloha se ukázala pro sýkory jako obtížnější než sekvenční úloha. Signifikantní rozdíl se ale prokázal jenom u vzoru, který se sýkorám diskriminoval sám o sobě obtížněji. Odlišné způsoby prezentace diskriminovaných podnětů mohou mít vliv na výsledky experimentů, jelikož mohou ovlivňovat rychlost a efektivitu diskriminačního učení, ale míra tohoto vlivu může souviset i s typem diskriminovaných podnětů.

**Klíčová slova:** sýkora koňadra, *Parus major*, diskriminační učení, barva, vzor, experimentální design, simultánní úloha, sekvenční úloha

## Abstract

During the process of learning to distinguish between edible and inedible prey, predators can encounter different types of prey either sequentially (one at a time) or simultaneously. Sequential as well as simultaneous presentation are used as experimental designs for testing discrimination learning of bird predators in relation to aposematic prey. These tasks can differ in difficulty level for predator which can affect test results; however, rate and effectivity of discrimination learning in sequential and simultaneous tasks have never been experimentally compared. We tested effect of type of discrimination task on effectivity of discrimination learning and memorability of prey discrimination in adults and juveniles great tits (*Parus major*) in two sequential tasks (regular and random) and one simultaneous task (multiple-choice). The birds learned to discriminate between edible and inedible artificial prey on the first day, and we investigated memorability of prey on the second day. We used colour (alternative red/green) or pattern (alternative dots/stripes) as discrimination cue. Results showed that tits learned to discriminate by colour cue better than by pattern cue. Adult tits learned to discriminate better than juveniles independently on task type. Effect of age and sex was shown in some tasks only. Multiple-choice discrimination task was more difficult for tits than sequential task. However, differences between tasks were found only for pattern discrimination showed as it was more difficult discrimination cue for tits. Different presentation of prey can impact effectivity of discrimination learning, but the effect can be related to discrimination cue.

**Key terms:** great tit, *Parus major*, discrimination learning, colour, pattern, experimental design, simultaneous task, sequential task

# OBSAH

<b>1. ÚVOD.....</b>	<b>8</b>
<b>1.1 Cíle práce.....</b>	<b>9</b>
<b>1.2 Literární přehled.....</b>	<b>10</b>
1.2.1 Aposematismus.....	10
1.2.2 Diskriminační učení.....	11
1.2.3 Sýkora koňadra.....	14
<b>2. MATERIÁL A METODIKA.....</b>	<b>17</b>
<b>2.1 Testování ptáci.....</b>	<b>17</b>
2.1.1 Dospělí ptáci.....	17
2.1.2 Odchovaná ptáčata.....	18
<b>2.2 Kořist.....</b>	<b>19</b>
<b>2.3 Prostředí experimentu.....</b>	<b>20</b>
<b>2.4 Design experimentu.....</b>	<b>21</b>
2.4.1 Preferenční úloha.....	24
2.4.2 Diskriminační učení.....	25
2.4.2.1 Pravidelná sekvence.....	26
2.4.2.2 Náhodná sekvence.....	27
2.4.2.3 Aréna.....	27
2.4.3 Paměťový test.....	28
<b>2.5 Statistické zpracování dat.....</b>	<b>29</b>
2.5.1 Preferenční úloha.....	29
2.5.2 Diskriminační učení.....	29
<b>3. VÝSLEDKY.....</b>	<b>31</b>
<b>3.1 Preferenční úloha.....</b>	<b>31</b>
3.1.1 Korelace.....	33
<b>3.2 Diskriminační učení a paměť.....</b>	<b>36</b>
3.2.1 Vliv typu diskriminovaného podnětu u dospělců.....	36

3.2.2 Diskriminace podle vzoru u dospělců.....	39
3.2.3 Diskriminace podle barvy u dospělců.....	43
3.2.4 Vliv věku - srovnání diskriminace podle barvy u dospělců a mláďat...48	
3.2.5 Diskriminace podle barvy u mláďat.....	50
<b>4. DISKUSE.....</b>	<b>56</b>
<b>4.1 Preferenční úloha.....</b>	<b>56</b>
4.1.1 Preference barvy.....	56
4.1.2 Preference vzoru.....	57
4.1.3 Preference budoucího pozitivního podnětu.....	57
<b>4.2 Diskriminační učení a paměť.....</b>	<b>58</b>
4.2.1 Vliv typu podnětu na diskriminační učení a paměť.....	58
4.2.2 Vliv věku na diskriminační učení a paměť.....	59
4.2.3 Vliv pohlaví na diskriminační učení a paměť.....	60
4.2.4 Vliv typu úlohy na diskriminační učení a paměť.....	60
<b>5. ZÁVĚR.....</b>	<b>64</b>
<b>6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....</b>	<b>65</b>

# 1. ÚVOD

Organismy si během své evoluce vytvořily různé typy obrany, které je mají chránit před útokem predátora. Jedním z typů antipredační strategie je aposematismus, tedy výstražné signály a další znaky (vizuální, akustické, chemické nebo behaviorální), kterými živočich varuje predátory, že je pro ně nepoživatelný. Nejčastějším nositelem aposematických signálů je hmyz. Predátor si prostřednictvím diskriminačního (averzivního) učení tyto signály zapamatuje a naučí se na daný druh živočicha neútočit. V experimentech, zabývajících se výzkumem aposematismu v souvislosti s diskriminačním učením, jsou často používáni jako modeloví predátoři ptáci jakožto významní predátoři hmyzu. Sýkora koňadra (*Parus major*) je běžným, pro potřeby experimentu snadno dostupným druhem, a proto byla vybrána jako modelový druh predátora pro tuto práci.

Hlavní zkoumanou otázkou této práce je, nakolik je pro predátora podstatné, jestli při diskriminačním učení potkává diskriminovanou nejedlou a jedlou kořist současně anebo jednotlivě, v sekvenci za sebou. V obou těchto případech má predátor k dispozici v okamžiku kontaktu s kořistí jiné informace. Obecně se považuje sekvenční diskriminační úloha za těžší než simultánní. V kontextu aposematismu je tato otázka často diskutovaná, a to hlavně ve smyslu, která z těchto možností víc reflektuje přirozenou situaci. Rozdílnost diskriminačních úloh je také používána jako jedno z možných vysvětlení rozdílných výsledků v jinak podobných pokusech. Je překvapující, že tato otázka nebyla v kontextu aposematismu nikdy přímo testována. Řešení otázky vlivu typu diskriminační úlohy na efektivitu diskriminačního učení si klade za cíl tato diplomová práce.



## 1.1 CÍLE PRÁCE

- I. Porovnat rychlost a efektivitu diskriminačního učení a schopnost zapamatování si kořisti u ptačích predátorů ve dvou typech sekvenční úlohy – pravidelné a náhodné, a v jednom typu simultánní úlohy – arénové.
- II. Zjistit, zda se případný rozdíl projevuje nezávisle na typu diskriminačního podnětu a porovnat efektivitu diskriminace u barvy a vzoru pro ptáky.
- III. Porovnat, zda se liší v úspěšnosti diskriminačního učení dospělí, v přírodě odchycení ptáci, a naivní, ručně odchovaná mláďata.

## 1.2 LITERÁRNÍ PŘEHLED

### 1.2.1 Aposematismus

Aposematismus je zajímavým a v přírodě poměrně častým souborem jevů. Jako aposematismus označujeme antipredační strategie jedovatých, nejedlých nebo nechutných živočichů, kteří tyto své vlastnosti dávají najevo potenciálním predátorům prostřednictvím nápadných varovných signálů, především vizuálních, ale i akustických, chemických nebo behaviorálních (Ruxton *et al.* 2004). Aby byly vizuální aposematické signály snadno objevitelné a zapamatovatelné, musejí být dobře viditelné (Mappes *et al.* 2005). Proto jsou tvořeny nejčastěji černým vzorem na kontrastním pozadí výrazné barvy, jako je červená, oranžová, žlutá nebo bílá. Pomocí těchto barevných kombinací je živočich vizuálně nápadný vůči zelené barvě vegetace (Davies *et al.* 2012).

Termín “aposematismus” pochází až od Poultona (1890), ale formulace teorie aposematického zbarvení (warning colouration) je zásluhou už Wallace a Darwina. Darwin při sběru materiálu pro svou knihu narazil na problém s interpretací pestrých zbarvení hmyzu, která nedokázal vysvětlit pohlavním výběrem. Obrátil se proto na Wallace, který poté vyslovil hypotézu, že pestré zbarvení není určeno příslušníkům vlastního druhu, ale predátorům s optickou orientací, a značí nepoživatelnost či toxicitu kořisti. Poulton, jehož hlavním předmětem vědeckého zájmu bylo zbarvení zvířat, se Wallaceovou hypotézou inspiroval a vytvořil vlastní nomenklaturu a rozdělení živočišných zbarvení (Komárek 2000).

Aposematické znaky jsou známy u mnoha skupin živočichů i rostlin. Nalezneme je především u terestrických členovců, zejména hmyzu z řádu Hymenoptera (pilatky, lumkové, vosy, včely), Lepidoptera (dospělí motýli, housenky i kukly), Coleoptera (tesaříkovití, slunéčkovití), Diptera (pestřenky), Heteroptera (kněžicovití, ploštičkovití, ostnohřbetkovití), u pavouků, ale i u obratlovců – savců, hadů, obojživelníků (zejména u žab a mloků) a ptáků. Vyskytují se i v mořském prostředí, jako např. u nahožábrych plžů (Nudibranchia) nebo u larev a embryí meroplanktonních živočichů (Cott 1940; Ruxton *et al.* 2004).

Pomocí výstražných znaků se predátoři rychleji naučí asociovat si obranu kořisti s její nápadností a zároveň si tuto asociaci pamatují delší dobu (Sherratt 2002). Výstražné signály mají za úkol využít predátorovu vrozenou opatrnost vůči nápadným znakům, zvýšit

schopnost predátora naučit se rozpoznat nejedlou kořist a následně se jí vyhýbat. Také snižují možnost, že by predátor chybně vyhodnotil kořist jako jedlou (Guilford 1986; Córdoba-Aguilar *et al.* 2018). Multimodální varovné signály, tzn. dva a více varovných signálů projevovaných u jednoho aposematického živočicha, zesilují navzájem svůj účinek, zrychlují averzivní učení predátora a zlepšují jeho zapamatování si těchto signálů (Rowe & Guilford 1999).

Někdy je stejný aposematický znak využíván dvěma nebo více živočišnými druhy, zvyšuje tak rychlost averzivního učení jejich společného predátora a tím i pravděpodobnost přežití obou druhů. Tento jev je označován jako Müllerovská miméze (Müller 1879 *ex* Sherratt 2008). Aposematické signály nejedlých druhů ovšem napodobují i neškodné druhy živočichů. Tato pro ně výhodná strategie, kterou nazýváme Batesovská miméze (Bates 1862 *ex* Gamberale-Stille *et al.* 2012), poskytuje mimetikům podobnou ochranu před predátory, jakou má její model.

### 1.2.2 Diskriminační učení

Diskriminační učení je pro mnoho druhů živočichů dovednost nezbytná pro jejich přežití. Tento typ učení se objevuje u téměř všech druhů živočichů (Pearce 2008). Je to takový způsob učení, při kterém se jedinec setkává s různými typy podnětů, přičemž pozitivní podnět indikuje odměnu a negativní podnět indikuje trest. Jedinec se učí na podněty reagovat odlišnými způsoby a rozlišovat mezi nimi (Shettleworth 2010). Diskriminační učení je každodenní součástí života organismů, protože jim umožňuje správně se rozhodovat při výběru potravy, partnera nebo při hledání úkrytu (Phillmore 2008). U potravního výběru je schopnost diskriminace zásadní jak pro predátory, kteří musí dokázat rozlišit jedlou kořist od nejedlé a kryptickou kořist od neživých objektů, tak i pro kořist, která musí umět rozeznat predátora od neškodného živočicha (Beatty & Franks 2012). Diskriminační učení u predátorů tudíž hraje významnou roli v evoluci a zachování varovných signálů u aposematické kořisti (Mappes *et al.* 2005).

Schopnost diskriminace umožňuje živočichům rozeznat žádoucí podněty od nežádoucích a rozhodovat se, jaký druh odezvy na podnět bude vhodný. Díky tomu mohou buď získat prospěch z pozitivního podnětu, nebo se vyhnout podnětu negativnímu. Diskriminační učení vyžaduje několik vlastností, kterými živočich musí disponovat, aby

mohl diskriminaci využívat: schopnost vnímat dané podněty, mít rozvinutý nervový systém natolik, aby rozeznal odlišnosti podnětů, schopnost spojit si podnět s určitým chováním a schopnost dokázat si vhodně spojit svou vlastní odezvu na podnět s důsledky. Rozsah schopnosti diskriminačního učení závisí na míře způsobilosti živočichů vnímat podněty, které mohou být vizuální, akustické, somatosenzorické, chuťové nebo olfaktorické, ale i podněty, které jsou některé druhy živočichů schopny vnímat díky speciálním schopnostem, jako je elektrorecepce nebo vnímání ultrafialového světla, ultrazvuku a magnetického pole. Podnět může být vnímán jak samostatně, tak i v kombinaci s dalšími podněty. Komplexní vnímání několika různých podnětů zároveň může zvýšit míru odezvy v chování živočicha a zlepšovat přesnost řešení diskriminačního úkolu (Phillmore 2008). Schopnost diskriminace se zlepšuje se vzrůstající mírou zkušeností jedince, tím, že se při diskriminaci učí zaměřovat se na nejlépe rozeznatelné vlastnosti podnětů, tzn. kterým znakům podnětu má věnovat nejvíce pozornosti (Beatty & Franks 2012).

V experimentálních studiích, zabývajících se výzkumem diskriminačního učení, jsou nejčastěji využíváni jakožto subjekt výzkumu ptáci. Důvodem je, že jejich nejdůležitějším smyslovým orgánem je zrak (Lindström 1999). Většina empirických studií se prováděla v laboratorních podmínkách za využití holubů domácích (*Columba livia domestica*; Williams 1972, Lionello & Urcioli 1998, Aust *et al.* 2008, Teng *et al.* 2015) a mládřat kura domácího (*Gallus gallus domesticus*; Skelhorn & Rowe 2006b, Aronsson & Gamberale-Stille 2008) jako modelových ptačích druhů. Nicméně nejlépe zachytit celkovou reakci v přírodě mohou jen experimenty s přirozenými predátory, a proto se v posledních desetiletích začali v experimentech stále častěji využívat hmyzožraví pěvci. Nejvíce se používají sýkory koňadry (*Parus major*; Lindström *et al.* 1997, Ihalainen *et al.* 2012, Fabricant *et al.* 2014), dále sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*; Rönkä *et al.* 2018) a špačci obecní (*Sturnus vulgaris*; Skelhorn & Rowe 2009). Různé druhy ptáků mohou v experimentech různě reagovat, což může ovlivnit výsledky a potenciálně i vysvětlit rozdílné výsledky studií zabývajících se diskriminačním učením. Navíc jsou v experimentech používáni dospělí ptáci (Ham *et al.* 2006, Exnerová *et al.* 2015) i ptáčata (Aronsson & Gamberale-Stille 2008, Exnerová *et al.* 2010), což také může způsobovat rozdíly mezi studiemi. Z těchto důvodů lze těžko provádět přímá srovnání studií zabývajících se diskriminačním učením.

Diskriminované podněty lze rozdělit na pozitivní a negativní. Jak v přírodním prostředí, tak i při etologických experimentech jsou pozitivní podněty posilovány odměnou, negativní podněty trestem. Při experimentech s ptáky se jako odměna nejčastěji používá

chutná potrava a jako trest potrava různým způsobem znehodnocená a pro ptáky nechutná (Exnerová *et al.* 2008; Svádová *et al.* 2009). Předkládané podněty mohou představovat jak umělé objekty (Speed *et al.* 2000, Riipi *et al.* 2001, Aronson & Gamberale-Stille 2013), tak i živý hmyz (Järvi *et al.* 1981, Sillén-Tullberg 1985, Svádová *et al.* 2009). Používání rozdílných diskriminačních podnětů může rovněž ovlivnit výsledky experimentů.

Živočichové diskriminují mezi podněty podle mnoha různých parametrů. Ze studií týkajících se ptáků jako predátorů vyplývá, že hlavním parametrem, podle kterého diskriminují mezi jedlou a nejedlou kořistí, je patrně barva (Gamberale-Stille & Guilford 2003, Aronsson & Gamberale-Stille 2008). Ptáci by měli být schopni asociovat si víceméně jakoukoliv barvu s pozitivním či negativním podnětem (Goldsmith & Goldsmith 1979, Meléndez-Ackerman *et al.* 1997, Ham *et al.* 2006, Aust *et al.* 2008). Vzhled kořisti ovšem zahrnuje i další parametry, podle kterých mohou predátoři mezi jedlou a nejedlou kořistí diskriminovat. V případě těchto parametrů jsou výsledky diskriminačních experimentů často rozporné. Například diskriminace podle vzoru může být pro ptáky snadná (Rowe *et al.* 2004), v jiném experimentu naopak obtížná (Lindström *et al.* 1999).

Způsob, kterým se jedinec setkává s diskriminovanými podněty, může být simultánní nebo sekvenční (sukcesivní). V obou těchto případech má predátor k dispozici v okamžiku kontaktu s kořistí jiné informace. Tyto dva způsoby prezentace podnětů jsou využívány i v etologických experimentech. Při simultánních úlohách jsou zkoumanému jedinci předkládány podněty současně, takže má možnost je prozkoumat a porovnat najednou (Lindström *et al.* 2006). Oproti tomu při sekvenčních úlohách jsou podněty prezentovány jednotlivě, postupně za sebou, a jedinec tak nemá možnost okamžitého srovnání (Lindström *et al.* 1997, Pegram & Rutowski 2014). Sekvenční způsob prezentace podnětů je považován za obtížnější než simultánní (Shettleworth 2010, Beatty & Franks 2012), ale lépe odráží situaci v přírodě, kde se predátoři většinou setkávají jenom s jednou kořistí v jednom okamžiku. V etologických pokusech mohou být při simultánním předložení subjektům předkládány najednou dva kusy kořisti (Lindström *et al.* 2001, Lyytinen *et al.* 2001), nebo i víc kusů (Ihalainen *et al.* 2007, Hansen *et al.* 2010). Při sekvenčním předložení mohou být pozitivní a negativní podněty předkládány v pravidelné sekvenci (Fabricant *et al.* 2014), nebo nepravidelné (náhodné) sekvenci (Lindström *et al.* 1997, Skelhorn & Rowe 2009). Kromě rozdílného počtu předkládaných podnětů se diskriminační úlohy liší také v počtu kol a jejich délce. Mohou se lišit i v typu a prezenci nabízeného negativního podnětu - předkládání nejedlé kořisti (Skelhorn & Rowe 2009) by sice mělo podporovat lepší

diskriminační učení, ale jako negativní podnět se používá i nepředložení žádné potravy (Teng *et al.* 2015, Gamberale-Stille *et al.* 2018) nebo zhasnutí světla po nesprávné odpovědi v testu (Lionello & Urcuioli 1998).

Rozdílnost diskriminačních úloh je považována za jedno z možných vysvětlení rozdílných výsledků v jinak podobných pokusech. Proto je překvapující, že tato otázka nebyla v kontextu aposematismu nikdy přímo testována. Zatím existuje pouze několik prací, které se touto otázkou zabývají. Studie autorů Beatty & Franks (2012) srovnává obtížnost simultánních a sekvenčních úloh, testuje je však u lidských “predátorů” a “kořisti” zobrazované na počítačových monitorech. Tito autoři ve své práci zjistili, že pro lidské subjekty je sekvenční úloha obtížnější než simultánní. Další práce, Karlíková *et al.* 2016, testuje sice primárně jinou otázku (diskriminační učení u sýkor koňader vůči dvěma typům živé kryptické kořisti), ale jako vedlejší výsledek se zde objevuje také porovnání sekvenční a simultánní úlohy, efektivita učení mezi úlohami zde tedy nebyla přímo srovnávána.

### 1.2.3 Sýkora koňadra

Sýkora koňadra (*Parus major*, Linnaeus 1758) je jedním z nejznámějších druhů sýkor a patří mezi nejprozkoumanější ptáky na světě (del Hoyo *et al.* 2007). Řadí se do řádu pěvců (Passeriformes) a čeledi sýkorovitých (Paridae). Koňadra patří k největším druhům sýkor. Má černou hlavu s velkými bílými skvrnami po stranách a silný, černý zobák. Hrud' a břicho jsou žluté, uprostřed jimi prochází od hrdla směrem dolů černý pruh. Samci mají tento pruh širší, výraznější a směrem ke kloace se rozšiřující. U samic je pruh užší, směrem dolů se ztrácí a nezasahuje až mezi nohy. Jiné rozdíly mezi pohlavími nejsou znatelné. Mláďata mají břišní pruh nevýrazný. Sýkory koňadry mají mechově zelený hřbet, modrošedá křídla s úzkým bílým proužkem, modrošedý a poměrně dlouhý ocas a silné, došeda zbarvené nohy (Shirihai & Svensson 2018; del Hoyo *et al.* 2007; Svensson *et al.* 2012) (obr. 1). U sýkory koňadry je zaznamenáno až 40 různých druhů hlasů (del Hoyo *et al.* 2007).



**Obrázek 1 - Sýkora koňadra (*Parus major*), vlevo samice, vpravo samec.**

(Zdroj: Wikimedia Commons, 2019)

Areál výskytu sýkory koňadry je velmi rozsáhlý, největší ze všech sýkor rodu *Parus*. Zahrnuje celou Evropu, kde je sýkora koňadra jedním z nejpočetnějších ptáků, dále sever Afriky a podstatnou část Asie na východ až po Sachalin a na jih po Indonésii (Šťastný *et al.* 2006). Sýkora koňadra je velmi přizpůsobivá a schopná obývat nejrozmanitější typy prostředí, kde jsou stromy. Nejvíce se vyskytuje listnatých a smíšených lesích, ale je také dobře adaptovaná na život v blízkosti člověka, takže často vyhledává i plantáže, živé ploty, sady, parky a zahrady (del Hoyo *et al.* 2007). I v České republice je koňadra nejpočetnějším a nejrozšířenějším druhem sýkory a hnízdí na celém území, ale se stoupající nadmořskou výškou se její početnost snižuje (Šťastný *et al.* 2006).

Potravní spektrum sýkory koňadry je poměrně široké. V hnízdním období (na jaře a v létě) tvoří hlavní složku její potravy různé druhy hmyzu a jeho vývojová stadia (zejména motýli a jejich housenky, brouci, ploštice, mouchy, kobylinky apod.), ale i další bezobratlí živočichové, jako pavouci, mnohonožky, roztoči nebo plži. Bezobratlé chytají sýkory koňadry nejčastěji z větví stromů a ze země, málokdy loví za letu. Na podzim a v zimě sbírají koňadry navíc různé plody a olejnatá semena, zejména bukvice, lískové ořechy nebo na polích rozsypaná obilná zrna (především pšenice a kukuřice), potravu si zpestřují i nektarem z řebčíku a rybízu a mízou z ořešáku a vinné révy. Také s oblibou vyhledávají na krmítkách

člověkem poskytovanou potravu, jako např. lůj, pečivo, sýr, zbytky z kuchyně (včetně masa), burské oříšky a slunečnicová semínka (del Hoyo *et al.* 2007; Cramp & Perrins 1993).

Sýkora koňadra je monogamní, vzácně polygamní. Páry setrvávají po dobu hnízdní sezóny; na podzim a následující hnízdní období se mohou obnovit. Během zimy se koňadry shromažďují do hejn o velikosti cca 50 jedinců (del Hoyo *et al.* 2007). Sýkora koňadra hnízdí jednou až dvakrát ročně. Hnízda buduje pouze samice, přičemž je umísťuje do různých dutin, zejména ve stromech, ale ráda využívá i budky, poštovní schránky, otvory ve skalách a zdech, zemní díry, shora otevřené kovové trubky apod. (Šťastný *et al.* 2006). Samice snáší většinou 5-12 vajec, na kterých sedí pouze ona, krmená na hnízdě samcem. Ptáčata jsou krmena oběma rodiči v hnízdě po dobu 16-22 dní, po vylétnutí z hnízda dosahují samostatnosti po cca osmi dnech, ale často jsou přikrmována rodiči (zejména samcem) ještě dalších 25 dní i více. Dospělosti a schopnosti rozmnožovat se dosahují již v prvním roce života (Cramp & Perrins 1993; del Hoyo *et al.* 2007).

Povaha sýkor koňader bývá popisována jako odvážná a nebojácná, někdy až drzá se sklonem k vlezlosti. Koňadry patří k jednomu z mála divoce žijících druhů ptáků, které si troufnou brát si potravu přímo z ruky člověka (Svensson 2012; Shirihai & Svensson 2018). Potravu si sýkory koňadry neshromažďují, ale díky své vysoké inteligenci a schopnosti sociálního učení, zejména od svého partnera nebo od ostatních jedinců v hejnu, dokáží nalézt skryše jiných druhů sýkor, které si zásoby dělají, a potravu jim krást. Experimentálně bylo zjištěno, že sýkory koňadry jsou schopny si pozorováním jiných druhů sýkor zapamatovat, kde jsou ukryty jejich zásoby, a poté jich využít (Brodin & Urhan 2014). Koňadra je jedním z mála ptačích druhů, o kterých je známo, že jsou schopny používat nástroje pro získání potravy. Bylo popsáno chování, kdy sýkora koňadra pomocí jehličí v zobáku vytahovala larvy z dutiny stromu (del Hoyo *et al.* 2007). O velké přizpůsobivosti a schopnosti sociálního učení sýkory koňadry svědčí i fakt, že se v Anglii naučila otvírat hliníková víčka lahví s mlékem a sezobávat smetanu pod nimi (Fisher & Hinde 1949). Pro svou schopnost snadno se naučit manipulovat s umělou kořistí (Ham *et al.* 2006) jsou sýkory koňadry často využívány v experimentech zabývajících se diskriminačním učením.



## 2. MATERIÁL A METODIKA

### 2.1 TESTOVÁNÍ PTÁCI

Jako testovaný druh ptáka byla vybrána sýkora koňadra (*Parus major*). V experimentech byli testováni dospělí ptáci i ptáčata. Dospělí ptáci byli do jednotlivých typů experimentů rovnoměrně rozděleni podle pohlaví i podle věku.

#### 2.1.1 Dospělí ptáci

Experimentu se zúčastnilo celkem 112 dospělých sýkor koňader. Dospělci byli odchytáváni z přírody v období vždy od října do února v letech 2012-2016. Ptáky jsme odchytávali pomocí nárazových sítí, a to ve venkovním areálu Přírodovědecké fakulty ve Viničné ul. 7 v Praze. U každého ptáka se určilo pohlaví a věk a poté byli ptáci umístěni samostatně do menších klecí o rozměrech 50 × 40 × 50 cm v etologické laboratoři. Tyto klece měly přední stěnu tvořenou kovovou mříží a ostatní stěny byly celoplastové, neprůhledné. Dno klece bylo vysunovací, což umožňovalo šetrné čištění spodní části klece vystlané filtračním papírem, a to bez zbytečného narušení klidu ptáků. V klecích byla tři bidýlka, dvě plastová pítka s vodou zavěšená na přední části klece a dvě kameninová krmítka umístěná na dně klece (jedno se slunečnicovými semínky a druhé s “moučnými červy”, tj. larvami potměníka moučného (*Tenebrio molitor*)). Potrava i voda byla ptákům nepřetržitě k dispozici a byla pravidelně vyměňována alespoň jednou denně.

Pro napodobení přirozených světelných podmínek ptáků (schéma 10L/14D) byla laboratoř byla osvětlena UV zářivkami Osram – Biolux. V laboratoři se udržovala vlhkost 40-55 % a teplota 18-24 °C. V klecích byli ptáci ponecháni kvůli aklimatizaci alespoň dva dny, poté probíhaly tři dny experimentů. Otestovaní ptáci pak zůstali ještě minimálně jeden den ve svých klecích, aby se před vypuštěním mohli nakrmit. Poté byli okroužkováni, čísla kroužků byla zaevidována a ptáci byli v místě svého odchytu vypuštěni zpět do přírody.

### 2.1.2 Odchovaná ptáčata

Ptáčata jsme získávali vždy v měsíci květnu v letech 2013-2016 výběrem z hnízdních budek, které byly k tomuto záměru umístěny na několika lokalitách v Praze, ve Velemíně a u Hradce Králové. Věk ptáčat v době výběru z budky byl 12-16 dní a z každé budky byli vybráni 2-4 jedinci (podle celkového počtu ptáčat v budce). Ptáčata byla z důvodu rozpoznání jednotlivců označena barevnými plastovými kroužky. V experimentu bylo testováno celkem 60 ptáčat.

Ptáčata byla převezena do domácího prostředí, kde byla umístěna do malých plastových přepravek v počtu 4-8 jedinců do jedné přepravky. Přepravky byly vystlané látkou a savým papírem. Ptáčata jsme ručně krmili každé dvě hodiny v době cca od 6. do 22. hod. Hlavními složkami potravy byly usmrcené larvy potěmníka moučného (*Tenebrio molitor*) podávané pinzetou a kaše pro ruční dokrmování ptáčat (Versele-Laga - Nutribird nebo Orlux - Handmix) podávané stříkačkou nebo plastovým kapátkem. Dále ptáčata podle potřeby dostávala pomocí stříkačky nebo kapátka vodu, někdy obohacenou vitamínovými kapkami Biofaktory Kombisol, dále moučného červa obaleného ve vitamínovo-minerálním prášku Roboran, kousky natvrdo vařeného vejce, nastrouhanou mrkev a namočené kousky piškotů. Po každém krmení byla přepravka vyčištěna.

Jakmile ptáčata začala vyskakovat z přepravky a zkoušet létat, byla přemístěna na několik dní do větší drátěné přepravky, aby přivykla sezení na bidýlkách, a poté do velkých klecí o rozměrech cca 40 × 50 × 40 cm, v počtu 4-8 ptáčat na jednu klec. V této době byla ptáčata stále ručně krmena, ale již si zvykala na samostatné krmení, proto byly na dno klece umístěny misky s moučnými červy, hmyzí směsí (Orlux – Insect Patee) a vaječnou směsí (Orlux – Uni Patee). V kleci byla také zavěšena pítka s vodou, umístěno několik bidýlek a dno klece bylo pokryto novinovým papírem pro snazší čištění.

Poté, co ptáčata dokázala kompletně sama přijímat potravu, byla přemístěna do laboratoře, nejprve ve skupinkách do větších klecí a později do menších klecí, stejných, které se používaly v zimním období pro chov odchycených dospělců. Po dosažení věku 35 dní mohla ptáčata podstoupit experimenty, které mohly probíhat až do věku 50 dní. Po ukončení pokusu byly mladým ptákům odstraněny barevné kroužky a nasazeny hliníkové kroužky, jejichž čísla byla zaevidována. Nakonec byli ptáci ve skupinkách o minimálním množství čtyř jedinců vypuštěni zpět do volné přírody na lokalitě, kde byli vybráni z budky.

## 2.2 KOŘIST

V experimentech jsme ptákům předkládali umělou kořist ve formě papírových ploštic o rozměrech  $1,5 \times 1$  cm. Tvar umělé ploštiny byl vytvořen podle skutečných ploštic – kněžic rodu *Palomena* (Hemiptera: Pentatomidae). Papírové siluety nesly vizuální signál, podle kterého se měli ptáci učit rozlišovat jedlou a nejedlou kořist.

Ploštice byly vytištěny na papírové čtvrtky, vystřiženy a na jejich spodní část byla netoxickým lepidlem (Kores) přilepena polovina usmrcené larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*). Ptákům byly v experimentech nabízeny buď červené a zelené ploštice (diskriminace podle barvy), nebo zelené ploštice se dvěma různými černými vzory – skvrnitým a pruhovaným (diskriminace podle vzoru, obr. 2). Skvrnitý vzor odpovídal skutečné ploštině, kněžici zdobené (*Eurydema ornatum*), a pruhovaný vzor kněžici pásované (*Graphosoma lineatum*). Umělé ploštice byly vytvořeny v programu Adobe Photoshop CS5, přičemž u barev byla zvolena maximální sytost i jas (hodnoty RGB byly 0, 255, 0 u zelené a 255, 0, 0 u červené barvy).

Pokud ploštice představovala pozitivní podnět, byl červ namočen do vody; v případě negativního podnětu byl macerován v 6% roztoku chininu (chlorochinin difosfát). Chinin byl použit z důvodu své mírné jedovatosti a hořké chuti, čímž substituoval sekrece ploštic. Kořist byla ptákům předkládána na Petriho miskách s neutrálním achromatickým podkladem 40% šedé barvy.



**Obrázek 2 - Typy experimentální kořisti. Zleva červená, zelená (podnět barva), pruhovaná a skvrnitá (podnět vzor) silueta ploštiny.**

## 2.3 PROSTŘEDÍ EXPERIMENTU

Experimenty probíhaly v pokusné kleci o rozměrech  $70 \times 70 \times 70$  cm (obr. 3). Tato klec měla dřevěný rám a její strop a tři strany byly vyrobeny z drátěného pletiva. Přední část byla tvořena jednocestným zrcadlem, což umožňovalo pozorování testovaného ptáka, aniž by pták mohl vidět experimentátora a být tak rušen. Na dno klece se vkládal arch savého papíru a miska s vodou. V zadní části klece byla dvířka. Ve spodní části vpředu byl do dřevěného rámu umístěn dřevěný otáčecí karusel s vyřezanými kulatými prohlubněmi, do kterých se v případě sekvenčních pokusů vkládaly skleněné Petriho misky s kořistí. Při arénovém typu pokusu se nepoužíval karusel, ale kartonový obdélník o rozměrech cca  $25 \times 35$  cm, na který se nalepily Petriho misky s kořistí a který se položil doprostřed dna klece. Do klece bylo umístěno jediné bidýlko tak, aby umožňovalo ptákovi pozorovat předkládanou kořist ze vzdálenosti cca 30 cm. Klec byla shora osvětlována UV zářivkami (Osram – Biolux).



**Obrázek 3 - Pokusná klec.**

(Zdroj: archiv autorky)

## 2.4 DESIGN EXPERIMENTU

Ptáci byli rozděleni do několika skupin (Tabulka 1) podle různých kritérií. Prvním kritériem bylo, na jaký diskriminační podnět byli ptáci učeni: barva / vzor. Část ptáků (72 dospělců a 60 mládřat) byla testována na učení podle barvy (červená / zelená), přičemž u jedné poloviny z nich byl pozitivní podnět zastoupen červenou barvou a negativní podnět zelenou barvou, zatímco u druhé poloviny tomu bylo naopak (červená plošnice byla negativním podnětem a zelená pozitivním). Druhá část ptáků (40 dospělců; mládřata se této úlohy neúčastnila) se učila rozpoznávat kořist podle vzoru (pruhovaná / skvrnitá plošnice) - pro polovinu z nich byla pozitivním podnětem pruhovaná plošnice a negativním podnětem skvrnitá plošnice, pro druhou polovinu opačně.

Dalším z kritérií byl typ úlohy, který ptáci v experimentu podstoupili: pravidelná sekvence / náhodná sekvence / aréna. V pravidelné sekvenční úloze byli ptáci učeni jen na podnět "barva" a zúčastnilo se jí celkem 24 dospělců a 20 mládřat. Náhodná sekvenční úloha byla rozdělena na učení podle barvy i vzoru; v rámci podnětu "barva" ji podstoupilo 24 dospělců a 20 mládřat, v rámci podnětu "vzor" 20 dospělců (mládřata se neúčastnila). Arénové úlohy se účastnilo celkem 44 dospělců (24 z nich bylo učeno podle podnětu "barva" a 20 podle podnětu "vzor") a 20 mládřat, která byla učena pouze podle podnětu "barva".

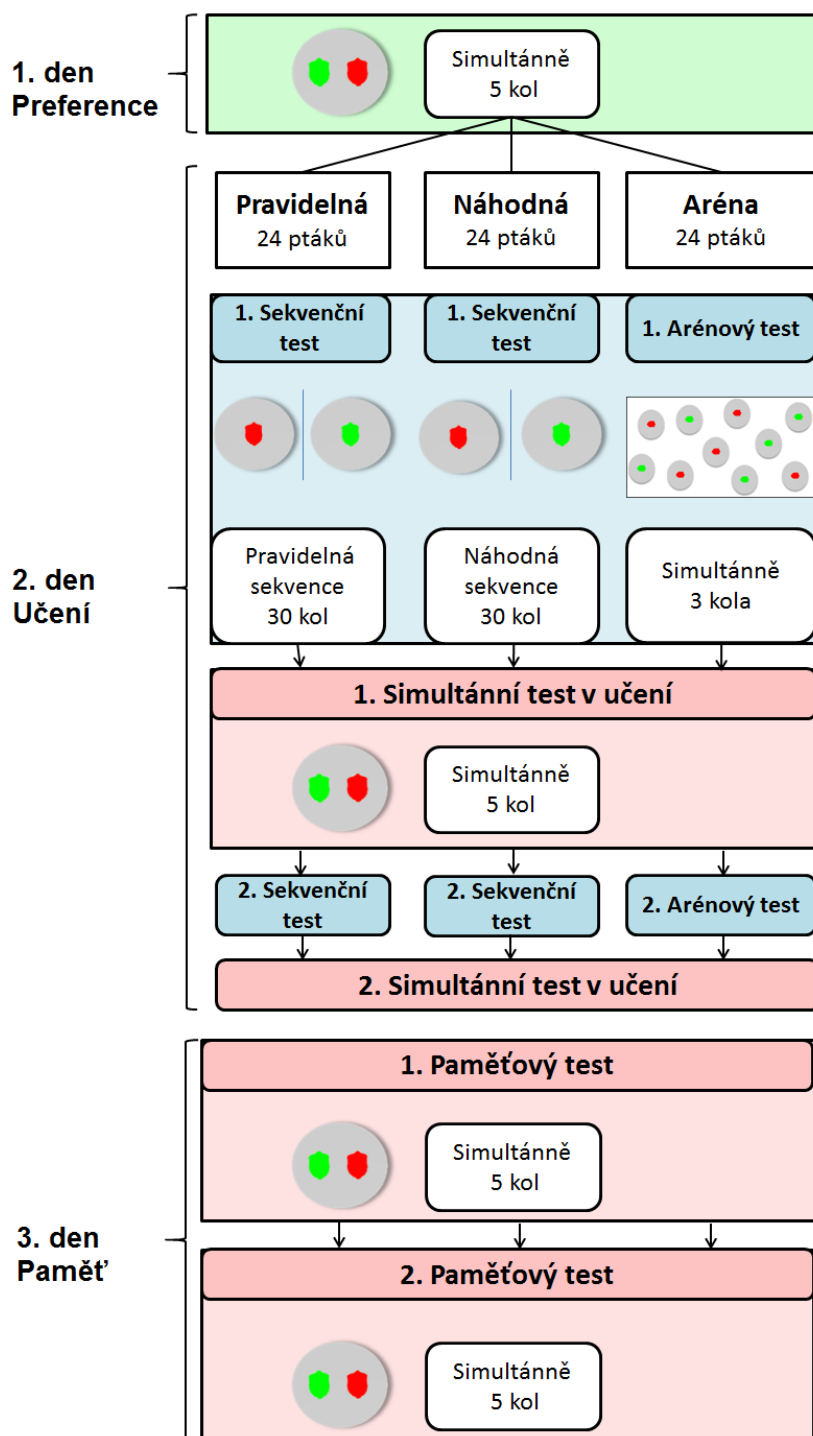
Obě pohlaví (samci / samice) a všechny tři věkové kategorie (mládřata / jednoletí ptáci / starší ptáci) byly mezi jednotlivými úlohami rovnoměrně zastoupené.

**Tabulka 1 - Zastoupení ptáků podle věkových kategorií a pohlaví v jednotlivých úlohách.**

		Počet testovaných ptáků		Pohlaví (dospělci)		Věk (dospělci)	
Diskriminační podnět	Úloha	Dospělci	Mládřata	Samci	Samice	Jednoletí	Starší
Barva	Pravidelná sekvence	24	20	12	12	12	12
	Náhodná sekvence	24	20	12	12	12	12
	Aréna	24	20	12	12	12	12
Vzor	Náhodná sekvence	20	-	9	11	8	12
	Aréna	20	-	9	11	9	11

Před samotným pokusem byl každý pták po odchytu či ručním odchovu umístěn alespoň na 1-2 dny do domovské klece v laboratoři (viz výše), aby se mohl adaptovat na nové prostředí. Poté mohl být podroben experimentu, který byl vždy rozdělen do tří dnů, přičemž první den se konala preferenční úloha, druhý den diskriminační úloha a třetí den proběhl paměťový test (obr. 4). Na začátku každého dne experimentu byl pták přemístěn do pokusné klece a ponechán cca dvě hodiny bez potravy, aby získal dostatečnou motivaci pro manipulaci s předkládanou kořistí. Poté mu byl nabídnut jeden moučný červ, a pokud o něj pták projevil zájem, test mohl začít.

Průběh celého experimentu byl natáčen na digitální kameru, ručně zapisován do protokolu (zapisované kategorie byly “nevzal si”, “nechal na misce”, “zahodil”, “kloval a zahodil”, “sežral” a “upustil”) a zaznamenáván do počítačového programu Observer XT 8.0, který zachycoval časové údaje o manipulaci s kořistí, způsob, jakým pták s kořistí zacházel a další prvky chování. Po skončení experimentu byl pták přemístěn do své domovské klece, kde mu byl poskytnuta dostatečná doba na odpočinek a nasycení se, poté byl pták okroužkován a vypuštěn zpět do volné přírody.



**Obrázek 4 - Schéma designu experimentu u skupiny dospělých ptáků učených diskriminovat podle barvy. U dalších skupin (dospělci učených diskriminovat podle vzoru a mláďata učených diskriminovat podle barvy) jsou schémata experimentu obdobná.**

### 2.4.1 Preferenční úloha

Samotnému experimentu předcházela trénink, který byl nutný k tomu, aby se ptáci naučili zvyknout si a reagovat na pro ně dosud neznámý podnět, umělou kořist. Trénink byl pro všechny skupiny ptáků shodný. Testovaným ptákům byla dvě hodiny před začátkem experimentu odejmuta miska s potravou, aby byl podpořen jejich zájem o nabízenou kořist. Poté se do Petriho misky v otočném karuselu vložil živý moučný červ, a tak se pozornost ptáka nalákala tímto směrem. Jakmile se pták odhodlal s červem manipulovat, přistoupilo se k učení reagovat na papírovou kořist.

Při učení se používaly papírové čtverečky z bílé čtvrtky o rozměrech  $1,5 \times 1,5$  cm, na které se netoxickým lepidlem přilepila polovina usmrceného moučného červa. Do skleněné misky v karuselu s šedým pozadím se papírový čtvereček položil nejprve tak, aby byl červ svrchu. Když pták červa zkonzumoval nebo s ním alespoň nějakým způsobem manipuloval, další papírový čtvereček byl umístěn s červem vespodu, přičemž jeho část vyčnívala a byla tak pro ptáka viditelná. Poté, co pták úspěšně zvládl i tuto úlohu, kořist mu byla nabídnuta tak, aby byl červ pod papírovým čtverečkem zcela zakrytý. Pokud pták na tuto kořist nereagoval, opakovaně mu byl předložen čtvereček s vyčnívajícím červem společně s čtverečkem, pod kterým byl červ zcela skrytý, dokud pták nezkusil manipulovat i s papírkem se zcela skrytou kořistí. Tímto způsobem se testovaní ptáci naučili hledat kořist pod papírky – pro ně do té doby neznámou formu kořisti. Pokud pták našel červa vespod tří čtverečků po sobě jdoucích, mohla začít první část experimentu, která následovala ihned po tréninku – preferenční úloha.

Pomocí preferenční úlohy jsme zjišťovali, zda testovaný pták nemá vrozenou či získanou preferenci některého z typů kořisti, které mu posléze byly předkládány během diskriminačního učení (obr. 2). Zároveň se díky této úloze ptáci naučili reagovat na další pro ně dosud neznámý podnět – barevné papírové plošnice.

Tato úloha se skládala z pěti kol, při každém z nich byla ptákovi simultánně předložena v Petriho misce dvojice kořisti. Předkládaly se dvě varianty kořisti – buď zelená spolu s červenou plošticí, nebo zelená pruhovaná spolu se zelenou skvrnitou plošticí – podle toho, zda byl pták později v diskriminační úloze testován na podnět typu barva nebo podnět typu vzor. Tyto barevné papírové plošnice měly zespodu netoxickým lepidlem nalepenou polovinu usmrceného moučného červa, umístěnou tak, aby zpod plošnice nevyčnívala. Moučný červ byl předem namočený jen v čisté vodě, tudíž byly obě varianty kořisti jedlé,



na rozdíl od kořisti předkládané pak v diskriminační úloze, při které byla vždy jedna varianta jedlá a druhá nejedlá (kap. 2.4.2). Pozice obou ploštic (levá a pravá strana) se v každém kole střídala, aby se eliminoval vliv případné preference ptáka pro určitou stranu. Délka každého kola byla maximálně čtyři minuty, a pokud pták do té doby nezačal s kořistí manipulovat, kolo se opakovalo. Zaznamenávali jsme výsledek každého z pěti kol, tzn. který typ plošnice si pták vybral jako první. Barva nebo vzor plošnice, které při výběru v souhrnu všech pěti kol převažovaly, byly považovány za preferované.

## **2.4.2 Diskriminační učení**

Druhý den po úspěšném zvládnutí preferenční úlohy byl testovaný pták podroben hlavní a nejobsáhlejší části experimentu – diskriminačnímu učení. Cílem této úlohy bylo, aby se ptáci naučili rozlišovat, který podnět předkládaný v experimentu je pozitivní a který negativní. Byla srovnávána efektivita diskriminačního učení u dvou podnětů, u barvy a vzoru.

V diskriminační úloze se používal stejný typ dvojice umělé kořisti, jaký byl ptákovi předkládán v preferenční úloze, s tím rozdílem, že zde se ptáci již setkali s negativním podnětem – nejedlou kořistí. V průběhu diskriminační úlohy byl ptákům nabídnut nezávisle na typu úlohy stejný počet kusů kořisti - 40 jedlých a 40 nejedlých.

Ptáci byli rozděleni do tří skupin podle typu úlohy: pravidelná sekvence, náhodná sekvence a aréna, přičemž byla srovnávána náročnost těchto úloh pro ptáky při učení rozpoznávat jedlou a nejedlou kořist. Diskriminační učení se skládalo ze čtyř po sobě jdoucích částí, přičemž první a třetí část byla u každé úlohy odlišná a druhá a čtvrtá část byla pro všechny úlohy stejná (obr. 4), a to jednak z důvodu možnosti přímého porovnání efektivit diskriminačního učení u těchto úloh, jednak z důvodu možnosti sledování individuálního zlepšení ptáků tím, že se dal porovnat počet správně vyřešených kol v prvním a druhém simultánním testu v učení (L1 a L2, uprostřed a na konci diskriminační úlohy) a srovnat jej i s pamětí. Kolo bylo považováno za správně vyřešené, pokud pták manipuloval jako první s pozitivním podnětem - jedlou plošticí, nebo se jí alespoň dotkl zobákem. Před začátkem diskriminační úlohy byl každý pták opět ponechán dvě hodiny bez přístupu k potravě.

#### 2.4.2.1 Pravidelná sekvence

Pravidelná sekvenční úloha měla čtyři části: 1. a 2. sekvenční test, 1. a 2. simultánní test (L1 a L2). Celkem měla pravidelná sekvence 70 kol, přičemž v sekvenčních částech byl předložen vždy stejný počet kusů kořisti - 15 pozitivních a 15 negativních. Délka každého kola byla u simultánních částí maximálně čtyři minuty a u sekvenčních částí 2 minuty.

První část (1. sekvenční test) sestávala ze třiceti kol, při každém z nich byla ptákovu nabízena na Petriho misce pouze jedna barevná ploštica se zespoda nalepenou polovinou moučného červa. Pozitivní a negativní podněty se pravidelně po sobě střídaly, přičemž sekvence začínala vždy jedlou kořistí. Při tomto typu testu byli ptáci učeni rozpoznávat kořist pouze podle barvy. U prvních pěti kol se dbalo na to, aby se kolo opakovalo, pokud pták do konce tohoto časového limitu neprojevil o kořist zájem. Tím bylo zaručeno, aby pták získal zkušenost s oběma variantami kořisti. Zároveň musel pták v prvních 10 kolech manipulovat alespoň se 3 pozitivními a 3 negativními podněty, aby měl s oběma zkušenost. V dalších sekvenčních kolech pak musel manipulovat alespoň s každou druhou kořistí, jinak bylo kolo opakováno, abychom věděli, že pták reaguje. Do počítačového programu Observer XT 8.0 a do papírových protokolů bylo zaznamenáváno, po jak dlouhé době začal pták manipulovat s kořistí, jak s ní zacházel a zda ji zkonzumoval. Po úspěšné manipulaci s kořistí bylo kolo ukončeno a bezprostředně následovalo další.

Druhá část, 1. simultánní test v učení (L1), se skládala z pěti kol a v každém z nich byly ptákovu předloženy simultánně v jedné misce obě dvě varianty kořisti, jedna negativní a druhá pozitivní. Každé kolo trvalo maximálně čtyři minuty a nejdůležitějším zaznamenávaným údajem zde bylo, kterou ploštici si pták vybral jako první. Umístění ploštic na misce (levá a pravá strana) se pravidelně střídalo, aby si pták nespojil pozitivní či negativní podnět s určitou stranou. Pokud se pták nedotkl ani jedné z ploštic, kolo bylo opakováno.

Třetí část pravidelné sekvenční úlohy, 2. sekvenční test, byla totožná s prvním sekvenčním testem. Čtvrtá část, 2. simultánní test v učení (L2), byla stejná jako první simultánní test v učení (L1).

#### **2.4.2.2 Náhodná sekvence**

Další skupina ptáků podstoupila učení pomocí náhodné sekvenční úlohy. Průběh této úlohy byl podobný jako u pravidelné sekvenční úlohy a také se skládal ze čtyř částí. První a třetí část testu, tzn. 1. a 2. sekvenční test, se však odlišovaly v tom, že zde byly pozitivní a negativní podněty ptákům předkládány v náhodném pořadí, nikoli pravidelně. Celkový počet pozitivních variant kořisti byl stejný jako negativních variant a jejich pořadí se určovalo losováním, přičemž sekvence v prvním i druhém sekvenčním testu musela vždy začít pozitivním podnětem a losování proběhlo s podmínkou, že maximální počet stejných podnětů po sobě jdoucích byl 3. Tento typ úlohy byl použit při učení diskriminovat podle barvy (24 dospělců a 20 mlád'at) i podle vzoru (20 dospělců). Průběh druhé a čtvrté části testu, tzn. 1. a 2. simultánního testu v učení (L1 a L2), byl totožný jako u pravidelné sekvence.

#### **2.4.2.3 Aréna**

Posledním typem úlohy byla arénová úloha. Mlád'ata byla testována pouze na diskriminační učení podle barvy, dospělci podle barvy i vzoru. Tato úloha probíhala opět ve čtyřech částech. První část, tzv. 1. arénový test, měl tři kola, přičemž v každém z nich bylo testovanému ptákovi předloženo simultánně deset kusů kořisti, rozmístěných jednotlivě v Petriho miskách přilepených na kartónovém obdélníku na dně pokusné klece. Z toho bylo vždy pět kusů pozitivních a pět negativních a jejich rozmístění bylo náhodné, určené losováním před začátkem pokusu. V případě prvního arénového kola musel pták manipulovat alespoň se 3 pozitivními a 3 negativními podněty a při dalších arénových kolech alespoň s 5 plošticemi (zde již nezáleželo na tom, zda byly pozitivní nebo negativní). Každé kolo trvalo 30 minut a do protokolu se zapisovalo, s kolika kusy pozitivní a negativní kořisti pták manipuloval, v jakém pořadí a jak s kořistí zacházel. Po skončení této části testu následoval stejně jako u sekvenčních testů 1. simultánní test v učení (L1), poté 2. arénový test, shodný s prvním, a nakonec opět 2. simultánní test v učení (L2).

### 2.4.3 Paměťový test

Třetí, poslední den experimentu se konal paměťový test. Ten bylo nutné uskutečnit bezprostředně následující den po diskriminačním učení. Paměťový test sestával z deseti kol, která byla formálně rozdělena do dvou částí, 1. a 2. paměťového testu (M1 a M2, každý z nich po pěti kolech), a to z důvodu možnosti srovnání výsledků s diskriminační úlohou. Jinak byl průběh paměťového testu totožný s 1. a 2. simultánním testem v učení (L1 a L2). Ptákům byly simultánně předkládány stejné dvojice jedlé a nejedlé kořisti, které se měli naučit diskriminovat v diskriminační úloze (červenou a zelenou v případě diskriminace barvy nebo pruhovanou a skvrnitou v případě diskriminace vzoru), přičemž ptáci museli alespoň s jedním kusem kořisti manipulovat, aby bylo kolo považováno za platné.

## 2.5 STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT

Experimentálně získaná data byla statisticky zpracována pomocí programů Statistica (StatSoft, Inc.) a R (verze 3.0.2). Nulová hypotéza byla zamítnuta při pětiprocentní hladině významnosti.

### 2.5.1 Preferenční úloha

Pomocí preferenční úlohy jsme zjišťovali, jestli pták preferuje některou z variant kořisti a jestli je tato preferovaná varianta zároveň budoucím pozitivním podnětem (S+), což by ptákovi mohlo usnadnit učení v budoucí diskriminační úloze. Preferenční úloha se skládala z pěti kol.

Bylo počítáno, v kolika z pěti kol si pták jako první vybral zelenou plošticí při testování barvy a v kolika z pěti kol si pták jako první vybral skvrnitou plošticí při testování vzoru jako podnětu. Bylo také hodnoceno, v kolika z pěti kol si pták jako první vybral budoucí pozitivní podnět (S+) a zda preference tohoto typu kořisti ptákovi usnadnila či ztížila diskriminační učení. Hodnoty tohoto preferenčního skóre jsme srovnávali s referenční hodnotou 2,5 (tzn. žádná preference). Pro vyhodnocení možné preference jednoho z typů ploštice (zelená-červená / skvrnitá-pruhovaná) a také preference budoucího pozitivního podnětu (S+) jsme použili jedno-výběrový t-test v programu Statistica. Dále byl počítán Spearmanův korelační koeficient mezi preferenčním skóre budoucího pozitivního podnětu (S+) a počtem správně vyřešených kol jednak ve 2. simultánním testu v učení (L2), jednak ve 2. paměťovém testu (M2).

### 2.5.2 Diskriminační učení a paměť

Diskriminační učení a paměťový test byly analyzovány odděleně pomocí stejných modelů. Pro porovnání efektivity diskriminačního učení ptáků v rozdílných úlohách byla použita analýza rozptylu (lm ANOVA). Pro post-hoc analýzy mezi jednotlivými skupinami byl použit Tukeyho HSD test. Vyhodnocení jsme rozdělili do pěti částí. Nejprve se srovnávaly rozdíly ve výsledcích diskriminačního učení barvy a vzoru u dospělců. Pokud zde byly průkazné rozdíly, testoval se u dospělců efekt typu úlohy na diskriminační učení samostatně pro skupinu ptáků testovaných podle vzoru a samostatně pro skupinu testovanou

podle barvy. Dále se srovnávali dospělci a mláďata při diskriminačním učení barvy. Zvlášť se hodnotila skupina mláďat testovaných na diskriminaci podle barvy. Závislou proměnnou zde byl počet správně vyřešených kol ve 2. simultánním testu v učení (L2) a nezávislými proměnnými byly typ úlohy (pravidelná sekvence / náhodná sekvence / aréna), typ podnětu (barva / tvar) a věk (ptáčata / dospělí ptáci). Při testování dospělých ptáků samostatně byly použity i nezávislé proměnné “pohlaví” (samci / samice) a “věková kategorie” (jednoletí / starší). Při testování rozdílů mezi typy úloh určitého podnětu byla použita i nezávislá proměnná “pozitivní podnět”.

Pro vyhodnocení individuálních změn v úspěšnosti ptáků (tzn. zda se testovaný pták úlohu naučil) jsme srovnávali jednak změny v počtu správně vyřešených kol mezi 1. a 2. simultánním testem v učení (L1 a L2), jednak mezi 2. testem v učení a 2. paměťovým testem (L2 a M2) a jednak mezi 1. a 2. paměťovým testem (M1 a M2). Zde se použil lineární smíšený model (lme) s použitím balíčku nlme v R, přičemž zde jako náhodný efekt byla “identita ptáka”. Nezávislými proměnnými zde byly “typ úlohy”, “pozitivní podnět” a při separátním testování dospělců i “pohlaví” a “věková kategorie”. Závislou proměnnou zde byl opět počet správně vyřešených kol.

Pro porovnání efektivity paměti ptáků v rozdílných úlohách byla použita analýza rozptylu (lm ANOVA). Pro srovnání rozdílů mezi jednotlivými skupinami byl použit Tukeyho HSD test. Závislou proměnnou zde byl počet správně vyřešených kol v druhém paměťovém testu (M2) a nezávislými proměnnými byly typ úlohy, typ podnětu a věk. Při testování dospělých ptáků samostatně byly použity i nezávislé proměnné “pohlaví” a “věková kategorie” (jednoletí / starší). Při testování rozdílů mezi typy úloh určitého podnětu byla použita i nezávislá proměnná “pozitivní podnět”.

### 3. VÝSLEDKY

#### 3.1 Preferenční úloha

Na počátku experimentu bylo zjišťováno, jestli testovaní jedinci upřednostňují některý typ kořisti před jinými. Konkrétně jsme zkoumali, zda hraje roli barva či vzor a také, zda jsou rozdíly mezi preferencemi u dospělých a u mlád'at. Výsledky jedno-výběrového t-testu pro preferenci barvy ukazují, že pouze ptáčata testovaná v pravidelné sekvenční úloze preferovala statisticky signifikantně červenou kořist před zelenou ( $p = 0,034$ ), zatímco u ostatních sledovaných kategorií nebyly výraznější preference zaznamenány. V příložené Tabulce 2 jsou prezentovány výsledky všech provedených jedno-výběrových t-testů pro preferenci barvy.

**Tabulka 2 – Preference barvy kořisti testovaná jedno-výběrovým t-testem odděleně pro ptáky v jednotlivých pokusných skupinách.**

<b>Ptáci – typ úlohy v části učení</b>	<b>Df</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>Dospělci</b>	71	0,369	0,713
<b>Dospělci – pravidelná sekvence</b>	23	-1,345	0,192
<b>Dospělci – náhodná sekvence</b>	23	1,357	0,188
<b>Dospělci – aréna</b>	23	0,409	0,687
<b>Mlád'ata</b>	59	-2,129	0,037
<b>Mlád'ata – pravidelná sekvence</b>	19	-2,293	0,034
<b>Mlád'ata – náhodná sekvence</b>	19	-0,484	0,634
<b>Mlád'ata – aréna</b>	19	0,960	0,349

Dále byla obdobným způsobem jako barva testována preference vzoru kořisti. Součástí analýzy byli v tomto případě pouze dospělí jedinci, jelikož mláďata nebyla v dalších částech experimentu na diskriminační učení podle vzoru testována. Výsledky neprokázaly žádné statisticky významné preference vzoru kořisti (Tabulka 3). Ukázalo se tak, že dospělci nemají žádné preference pro barvu ani vzor.

**Tabulka 3 – Preference vzoru kořisti testovaná jedno-výběrovým t-testem odděleně pro ptáky v jednotlivých pokusných skupinách.**

<b>Ptáci – typ úlohy v části učení</b>	<b>Df</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>Dospělci</b>	39	0,152	0,880
<b>Dospělci – náhodná sekvence</b>	19	0,000	1,000
<b>Dospělci – aréna</b>	19	0,195	0,847

Testováno také bylo, zda varianta kořisti preferovaná testovaným ptákem byla v budoucí diskriminační úloze pozitivním podnětem (S+), přičemž preference určitého typu kořisti mohla následně ptákovi usnadnit diskriminační učení. Provedené analýzy neukázaly na signifikantní preferenci budoucích pozitivních podnětů, pouze v jedné kategorii vycházela preference jako statisticky signifikantní – u skupiny ptáků s typem diskriminačního učení „vzor – aréna“ ( $p = 0,024$ ). Žádná jiná z kategorií zkoumaných subjektů nevykazovala preferování budoucích pozitivních podnětů. Souhrn provedených jedno-výběrových t-testů je přiložen v Tabulce 4.



**Tabulka 4 – Preference budoucích pozitivních podnětů (S+) testovaná jedno-výběrovým t-testem odděleně pro ptáky v jednotlivých pokusných skupinách.**

<b>Ptáci – typ úlohy v části učení</b>	<b>Df</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>Dospělci – barva</b>	71	0,741	0,462
<b>Dospělci – barva – pravidelná sekvence</b>	23	-0,559	0,582
<b>Dospělci – barva – náhodná sekvence</b>	23	1,735	0,096
<b>Dospělci – barva – aréna</b>	23	0,136	0,893
<b>Mlád'ata – barva</b>	59	1,597	0,116
<b>Mlád'ata – barva – pravidelná sekvence</b>	19	0,156	0,878
<b>Mlád'ata – barva – náhodná sekvence</b>	19	1,161	0,260
<b>Mlád'ata – barva – aréna</b>	19	1,598	0,127
<b>Dospělci – vzor</b>	39	-0,924	0,361
<b>Dospělci – vzor – náhodná sekvence</b>	19	1,228	0,235
<b>Dospělci – vzor – aréna</b>	19	-2,463	0,024

### **3.1.1 Korelace**

Dále byla pomocí Spearmanova korelačního koeficientu vypočtena korelace mezi preferenčním skóre budoucího pozitivního podnětu (S+) a počtem správně vyřešených kol jednak ve 2. simultánním testu v učení (L2, Tabulka 5), jednak ve 2. paměťovém testu (M2, Tabulka 6). U dospělců v diskriminačních úlohách podle barvy nebyla prokázána korelace

ani s L2, ani s M2, a to ani u jednoho typu úlohy. V případě mlád'at učených diskriminovat podle barvy byla prokázána pozitivní korelace pouze u pravidelné sekvenční úlohy, a to jak s L2 ( $N = 20$ ,  $R = 0,471$ ,  $t = 2,262$ ,  $p = 0,036$ ), tak i s M2 ( $N = 20$ ,  $R = 0,623$ ,  $t = 3,375$ ,  $p = 0,003$ ). V diskriminačních úlohách podle vzoru (byli testováni pouze dospělci) byla zjištěna pozitivní korelace s M2 pouze u arénové úlohy ( $N = 20$ ,  $R = 0,477$ ,  $t = 2,304$ ,  $p = 0,003$ ). Korelace s L2 zde prokázána nebyla ani u jedné úlohy.

**Tabulka 5 – Hodnoty Spearmanova korelačního koeficientu mezi preferenčním skóre budoucího pozitivního podnětu (S+) a počtem správně vyřešených kol ve 2. simultánním testu v učení (L2)**

<b>Počet preferovaných S+ vůči počtu správně vyřešených kol v L2</b>	<b>N</b>	<b>R</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>Barva dospělci</b>	72	0,096	0,805	0,424
<b>Barva dospělci – pravidelná sekvence</b>	24	0,247	1,197	0,244
<b>Barva dospělci – náhodná sekvence</b>	24	-0,093	-0,436	0,667
<b>Barva dospělci – aréna</b>	24	0,153	0,728	0,475
<b>Barva mlád'ata</b>	60	0,215	1,674	0,099
<b>Barva mlád'ata – pravidelná sekvence</b>	20	0,471	2,262	0,036
<b>Barva mlád'ata – náhodná sekvence</b>	20	0,125	0,535	0,599
<b>Barva mlád'ata – aréna</b>	20	-0,047	-0,199	0,845
<b>Vzor dospělci</b>	40	-0,038	-0,237	0,814
<b>Vzor dospělci - náhodná sekvence</b>	20	-0,191	-0,82	0,420
<b>Vzor dospělci - aréna</b>	20	-0,187	-0,806	0,431

**Tabulka 6 – Hodnoty Spearmanova korelačního koeficientu mezi preferenčním skóre budoucího pozitivního podnětu (S+) a počtem správně vyřešených kol ve 2. paměťovém testu (M2)**

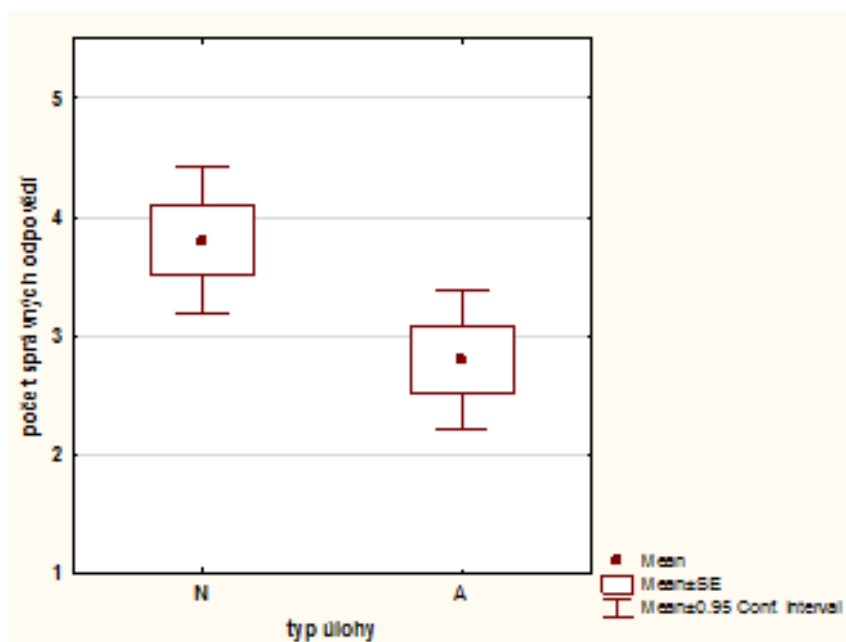
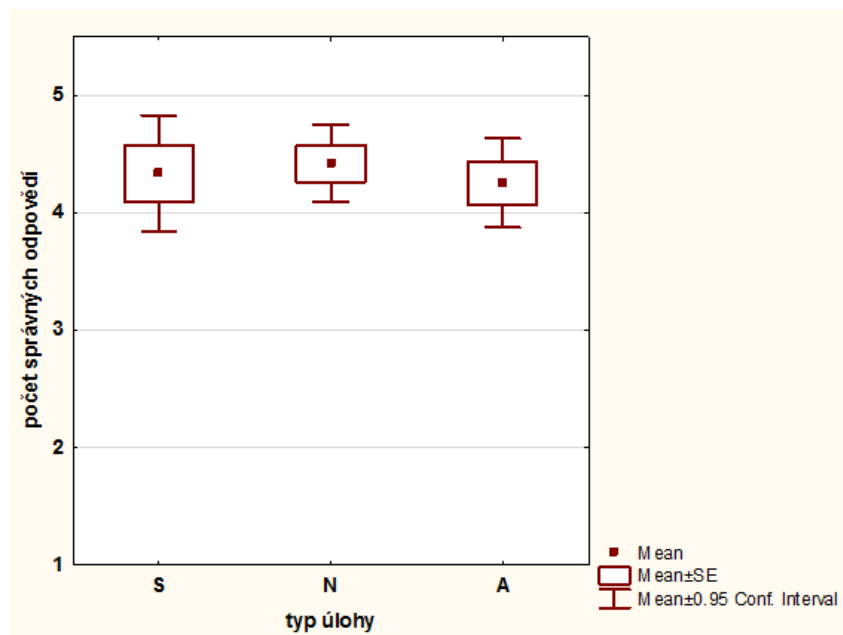
<b>Počet preferovaných S+ vůči počtu správně vyřešených kol v M2</b>	<b>N</b>	<b>R</b>	<b>t</b>	<b>p</b>
<b>Barva dospělci</b>	72	0,040	0,336	0,738
<b>Barva dospělci – pravidelná sekvence</b>	24	0,043	0,2	0,846
<b>Barva dospělci – náhodná sekvence</b>	24	0,113	0,535	0,560
<b>Barva dospělci – aréna</b>	24	-0,064	-0,3	0,767
<b>Barva mlád'ata</b>	60	0,252	1,979	0,053
<b>Barva mlád'ata – pravidelná sekvence</b>	20	0,623	3,375	0,003
<b>Barva mlád'ata – náhodná sekvence</b>	20	0,253	1,108	0,282
<b>Barva mlád'ata – aréna</b>	20	-0,032	-0,134	0,895
<b>Vzor dospělci</b>	40	0,310	2,011	0,051
<b>Vzor dospělci - náhodná sekvence</b>	20	-0,060	-0,253	0,803
<b>Vzor dospělci - aréna</b>	20	0,477	2,304	0,003

## **3.2 Diskriminační učení a paměť**

V rámci diskriminačních úloh jsme provedli několik analýz. Hodnotil se jednak počet správných odpovědí ve 2. simultánním testu v učení (L2), jednak změny v úspěšnosti v rámci diskriminačního učení (tzn. změny počtu správných odpovědí mezi 1. a 2. simultánním testem v učení - L1 a L2). V rámci paměťového testu se hodnotily jednak změny v úspěšnosti mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2), jednak počet správných odpovědí ve 2. paměťovém testu (M2).

### **3.2.1 Vliv typu diskriminovaného podnětu u dospělců**

Nejprve jsme analyzovali celkový model pro diskriminační učení barvy i vzoru u všech dospělců dohromady. Ve zhodnocení počtu správných odpovědí ve 2. simultánním testu v učení (L2; Graf 1) se projevil vliv typu podnětu (lm ANOVA, Df = 1, 83, F = 19,6809,  $p < 0,001$ ) a typu úlohy (lm ANOVA, Df = 2, 83, F = 5,5295,  $p = 0,02107$ ), zatímco vliv věku (lm ANOVA, Df = 1, 83, F = 0,1832,  $p = 0,66971$ ) ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 83, F = 0,0458,  $p = 0,83113$ ) se neprojevil. Barva byla pro dospělé sýkory efektivnějším diskriminačním podnětem než vzor. Prokázala se lepší efektivita diskriminačního učení. Z důvodu signifikantního vlivu typu podnětu i typu úlohy byla následně analyzována zvlášť data experimentální skupiny učené diskriminovat podle barvy a vzoru a následně byly tyto soubory testovány zvlášť (kapitola 3.2.2. a 3.2.3).

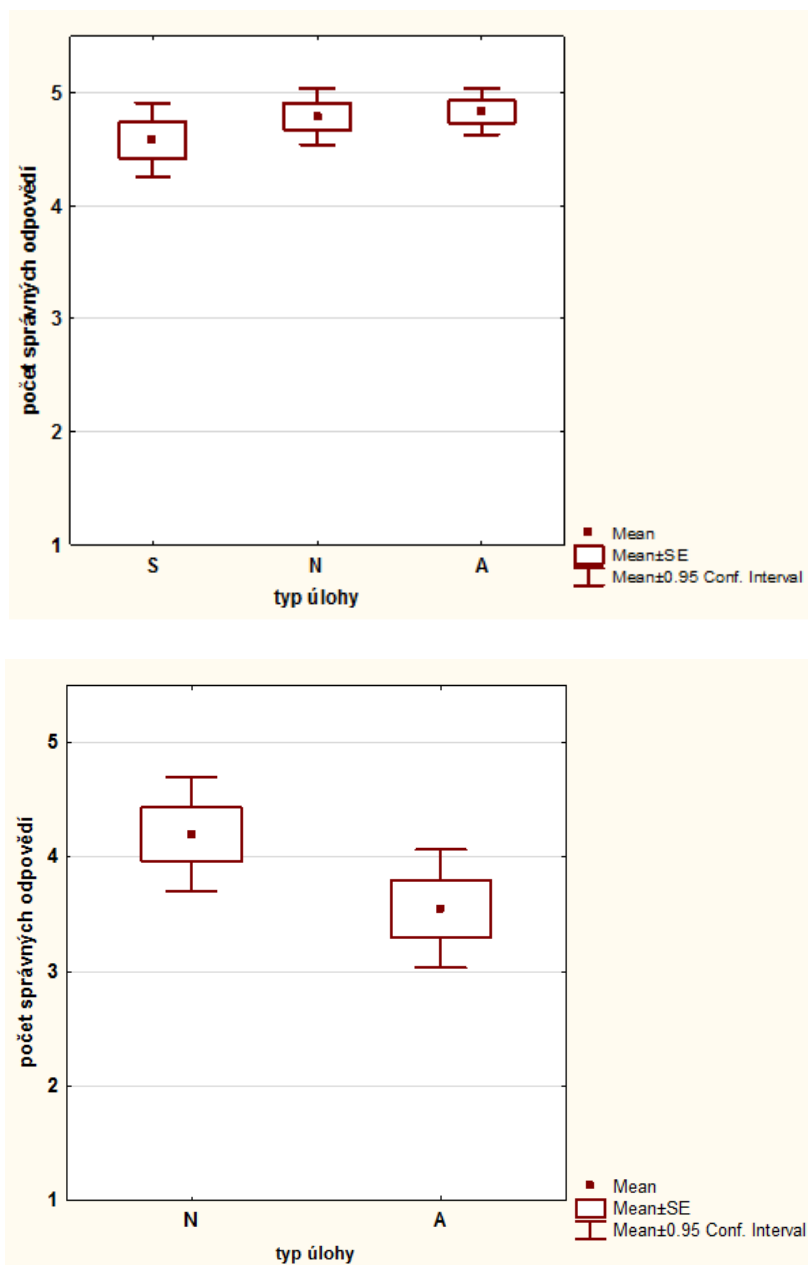


Graf 1 – Nahoře: Vliv typu úlohy na počet správných odpovědí dospělců ve 2. simultánním testu v učení (L2) u podnětu barva.

Dole: Vliv typu úlohy na počet správných odpovědí dospělců ve 2. simultánním testu v učení (L2) u podnětu vzor.

Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.

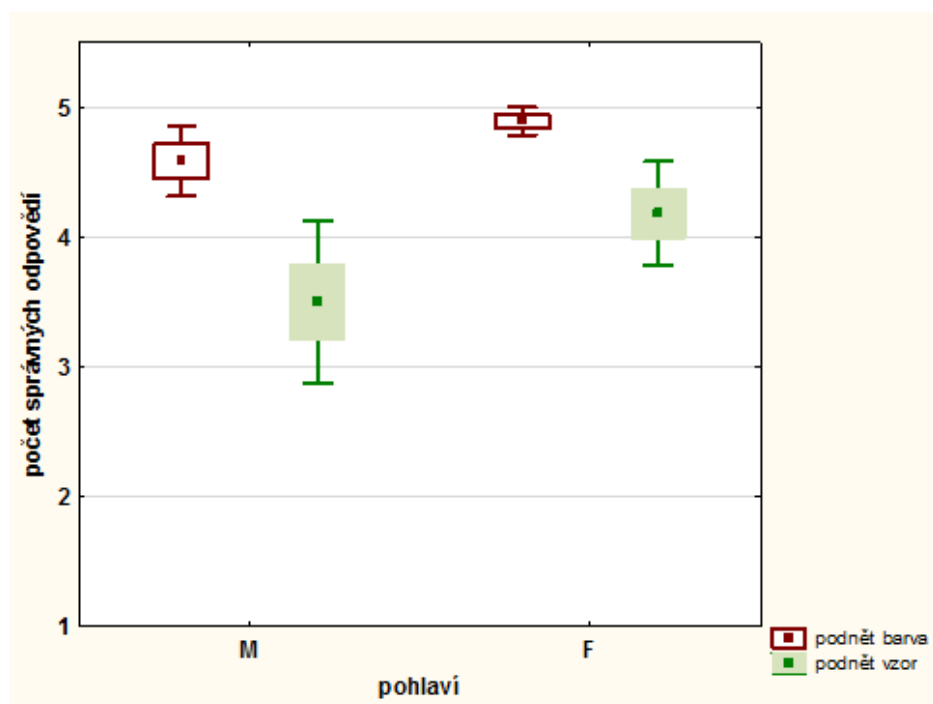
Analýza počtu správných odpovědí ve 2. paměťovém testu (M2; Graf 2) prokázala rovněž signifikantní vliv typu podnětu (lm ANOVA, Df = 1, 83, F = 28,8100,  $p < 0,001$ ) a také vliv pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 83, F = 7,0058,  $p = 0,009719$ ; Graf 3) - samice se úlohu naučily lépe než samci. Vliv typu úlohy (lm ANOVA, Df = 2, 83, F = 2,4584,  $p = 0,120699$ ) ani věkové kategorie (lm ANOVA, Df = 1, 83, F = 0,2142,  $p = 0,644734$ ) se při 2. paměťovém testu (M2) neprojevil.



**Graf 2 – Nahoře: Vliv typu úlohy na počet správných odpovědí dospělců ve 2. paměťovém testu (M2) u podnětu barva.**

**Dole: Vliv typu úlohy na počet správných odpovědí dospělců ve 2. paměťovém testu (M2) u podnětu vzor.**

**Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.**



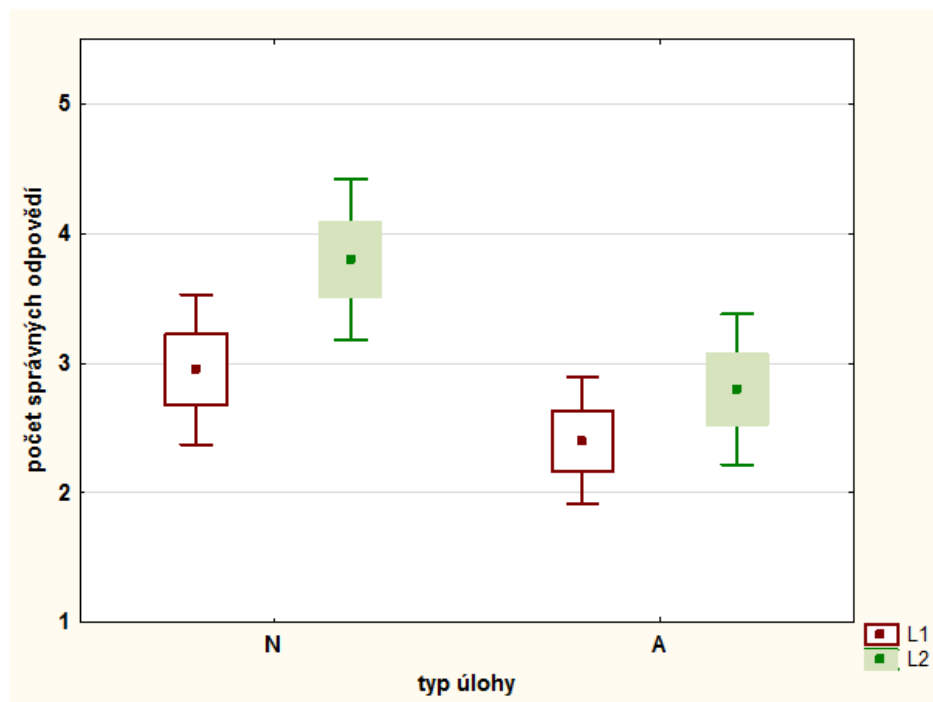
Graf 3 – Vliv pohlaví na počet správných odpovědí dospělců ve 2. paměťovém testu (M2).

Kategorie: M – samci, F – samice.

Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).

### 3.2.2. Diskriminace podle vzoru u dospělců

Při analýze diskriminačního učení podle vzoru u dospělců jsme hodnotili změny v počtu správných odpovědí v rámci diskriminačního učení (tzn. rozdíl mezi 1. a 2. simultánním testem v učení - L1 a L2) a u celkového souboru dospělců se ukázalo, že se ptáci úlohu naučili (lm ANOVA, Df = 1, 38,  $F = 5,3323$ ,  $p = 0,0265$ ), přičemž se prokázal vliv typu úlohy (lm ANOVA, Df = 1, 34,  $F = 8,1801$ ,  $p = 0,0072$ ; Graf 4). Ukázalo se, že aréna je pro ptáky složitější úlohou ve srovnání s náhodnou sekvenční úlohou. Vliv ostatních faktorů se neprojevil: pozitivní podnět (S+; lm ANOVA, Df = 1, 34,  $F = 1,0916$ ,  $p = 0,3035$ ), věk (lm ANOVA, Df = 1, 34,  $F = 0,2833$ ,  $p = 0,5980$ ) ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 34,  $F = 0,4536$ ,  $p = 0,5052$ ) neovlivnily změny v úspěšnosti v rámci diskriminačního učení.



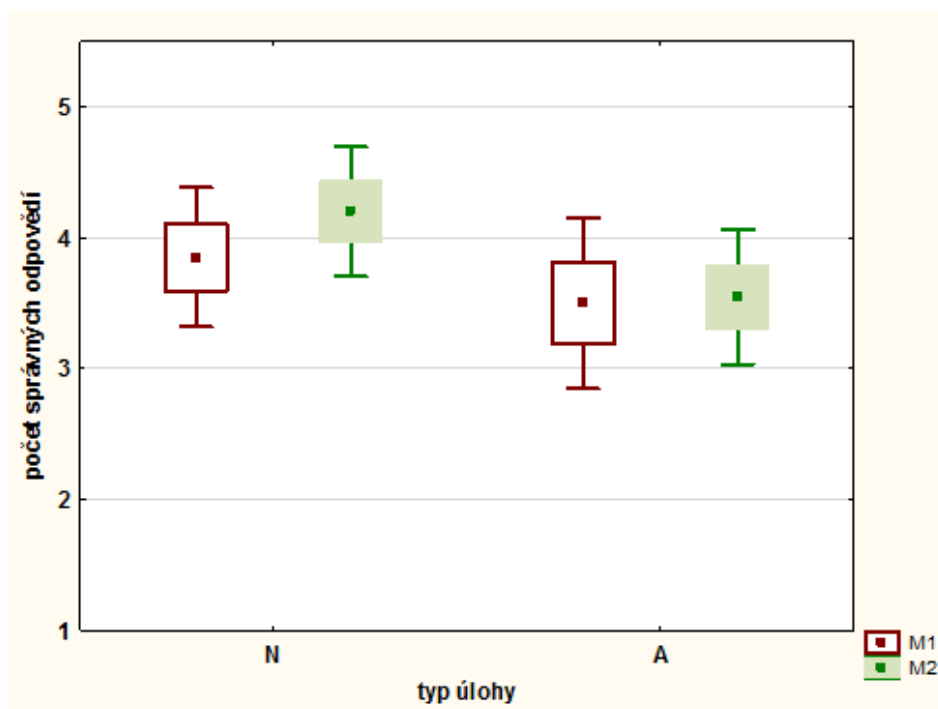
**Graf 4 – Vliv typu úlohy na změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 1. a 2. simultánním testem v učení (L1, L2) u podnětu vzor.**

**Kategorie: N - náhodná úloha, A - aréna.**

**Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).**

V rámci diskriminace podle vzoru u dospělců byly hodnoceny také změny v úspěšnosti mezi 1. a 2. paměťovým testem (M1 a M2; Graf 5). Ukázalo se, že úspěšnost ptáků se mezi těmito dvěma testy již nezlepšila. Projevil se zde vliv pozitivního podnětu (S+; lm ANOVA, Df = 1, 34, F = 5,6555, p = 0,0232) - ptáci s pozitivním podnětem skvrny se v rámci paměťového testu zlepšili více než ptáci s pozitivním podnětem pruhy. Prokázal se také marginální vliv typu úlohy (lm ANOVA, Df = 1, 34, F = 3,8154, p = 0,0591) a marginální vliv pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 34, F = 3,8620, p = 0,0576). Vliv věku (lm ANOVA, Df = 1, 34, F = 0,0094, p = 0,9231) se zde neprojevil.





Graf 5 - Vliv typu úlohy na změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 1. a 2. paměťovým testem (M1, M2) u podnětu vzor.

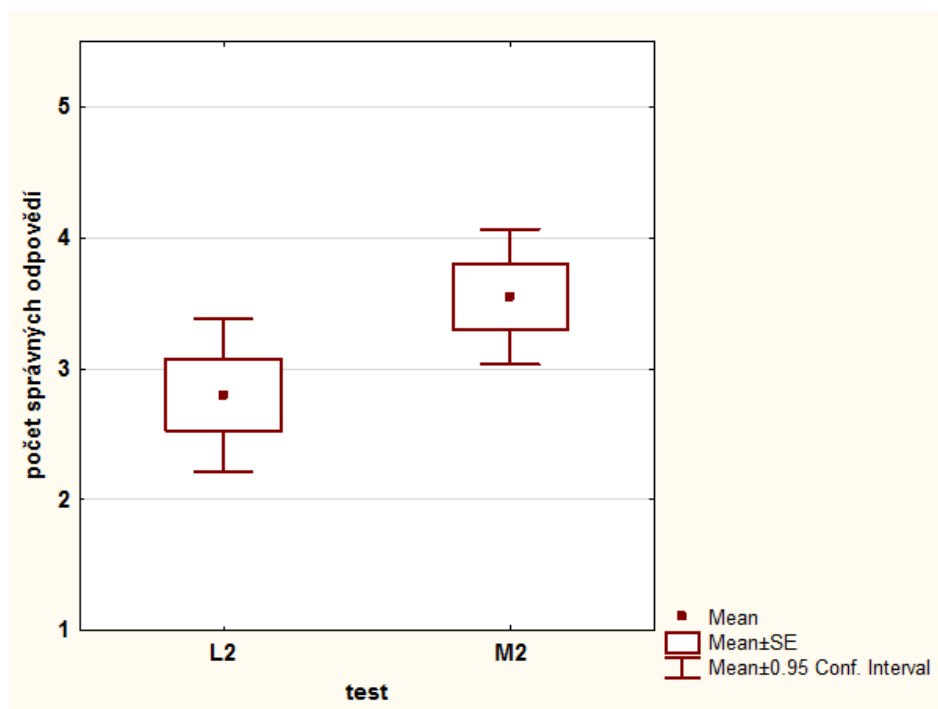
Kategorie: N - náhodná úloha, A - aréna.

Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).

## Aréna

Ukázalo se, že v arénové úloze se u dospělců nezměnila úspěšnost při srovnání 1. a 2. simultánního testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 19,  $F = 1,07042$ ,  $p = 0,3138$ ; Graf 4), úloha diskriminace podle vzoru byla tedy pro ně příliš náročná a nenaučili se ji. Neprojevil se zde ani vliv pozitivního podnětu (S+; lm ANOVA, Df = 1, 16,  $F = 1,09192$ ,  $p = 0,3116$ ), ani věku (lm ANOVA, Df = 1, 16,  $F = 0,15294$ ,  $p = 0,7009$ ), ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 16,  $F = 0,10703$ ,  $p = 0,7478$ ).

Změny v počtu správných odpovědí se projeví až ve srovnání 2. simultánního testu v učení s 2. paměťovým testem (L2 a M2; lm ANOVA, Df = 1, 19,  $F = 4,67213$ ,  $p = 0,0436$ ; Graf 6) a ani zde se neprokázal vliv pozitivního podnětu (S+; lm ANOVA, Df = 1, 16,  $F = 0,17659$ ,  $p = 0,6799$ ), věku (lm ANOVA, Df = 1, 16,  $F = 0,01455$ ,  $p = 0,9055$ ) ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 16,  $F = 0,63817$ ,  $p = 0,4361$ ).

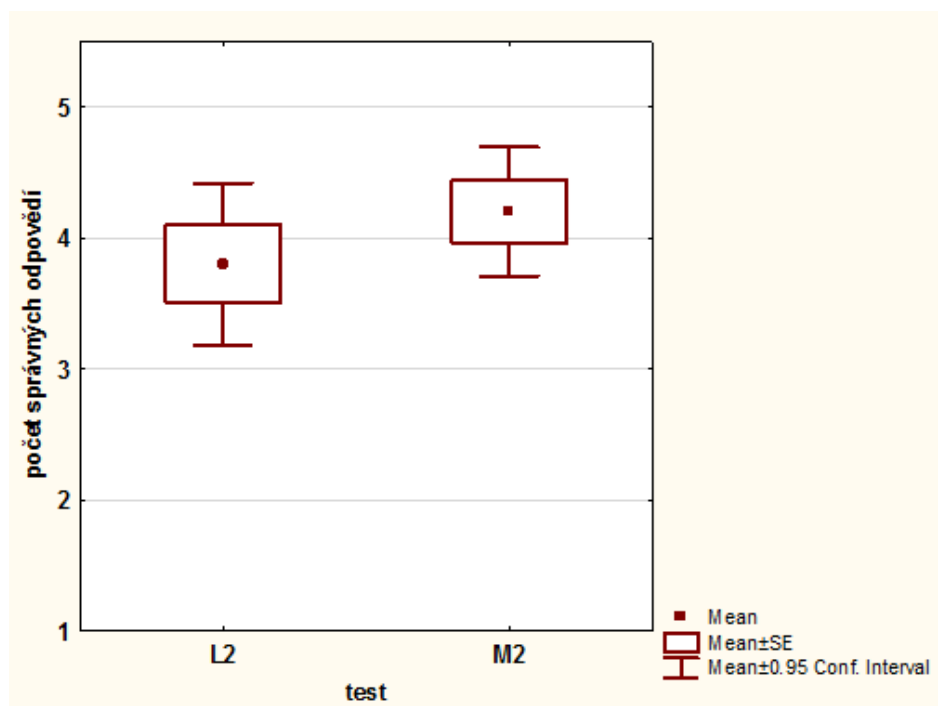


Graf 6 - Změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v arénové úloze u podnětu vzor.

### Náhodná sekvence

U náhodné úlohy se naopak ukázala změna v úspěšnosti dospělců v diskriminaci podle vzoru již v průběhu diskriminačního učení - ve srovnání 1. a 2. simultánního testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 19, F = 5,03300, p = 0,0370; Graf 4) a projevil se vliv pozitivního podnětu (S+) - ploštilci s pruhovaným vzorem se ptáci učili lépe než skvrnitou (lm ANOVA, Df = 1, 16, F = 5,51065, p = 0,0321). Věk (lm ANOVA, Df = 1, 16, F = 1,55453, p = 0,2304) ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 16, F = 0,12449, p = 0,7288) zde vliv neměly.

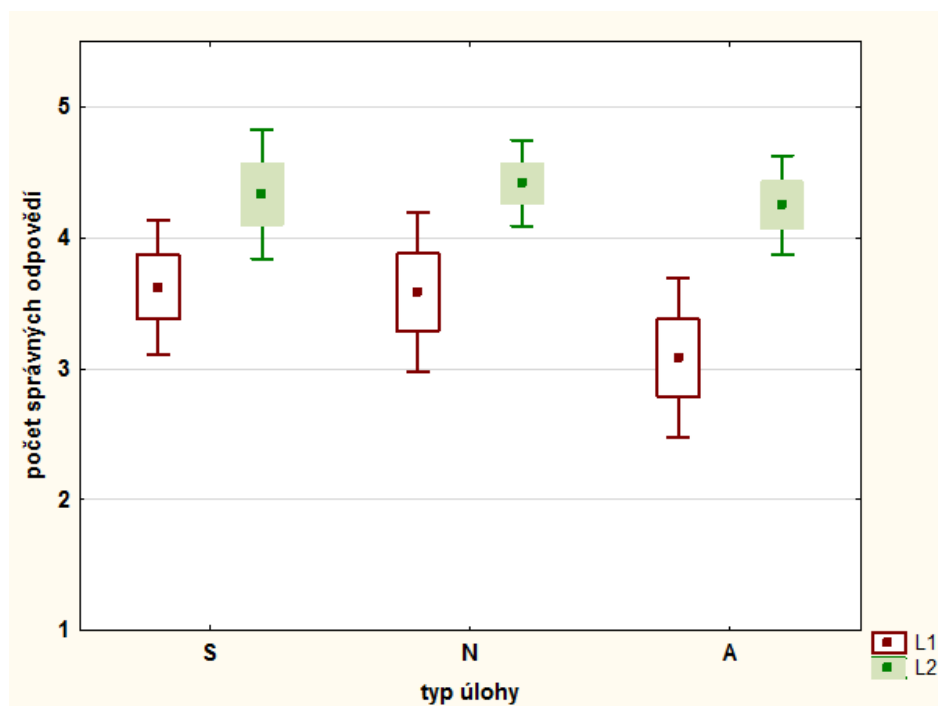
Mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) se již ptáci v počtu správných odpovědí nezlepšili (lm ANOVA, Df = 1, 19, F = 1,5670, p = 0,2258; Graf 7), přičemž se prokázal vliv pozitivního podnětu - pruhovaný vzor se ptákům učil lépe než skvrnitý vzor (S+; lm ANOVA, Df = 1, 16, F = 7,6132, p = 0,0140). Další faktory, věk (lm ANOVA, Df = 1, 16, F = 4,3040, p = 0,0545) ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 16, F = 3,2224, p = 0,0915), zde vliv neměly.



Graf 7 - Změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v náhodné úloze u podnětu vzor.

### 3.2.3 Diskriminace podle barvy u dospělců

Analýza diskriminačního učení podle barvy u dospělců ukázala signifikantní zlepšení v počtu správných odpovědí u ptáků již během diskriminačního učení, tzn. ve srovnání 1. a 2. simultánního testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 69,  $F = 27,0607$ ,  $p < 0,001$ ), úlohu diskriminace podle barvy se tedy naučili, přičemž se projevil marginální vliv věku (lm ANOVA, Df = 1, 64,  $F = 3,1826$ ,  $p = 0,0792$ ) - starší ptáci se úlohu naučili lépe než mladí. Neprojevilo se zde vliv typu úlohy (lm ANOVA, Df = 2, 64,  $F = 0,6192$ ,  $p = 0,5416$ ; Graf 8), v případě barvy jako diskriminačního podnětu se tedy naučily dospělé sýkory rozpoznávat kořist nezávisle na typu úlohy. Vliv pozitivního podnětu (S+; lm ANOVA, Df = 1, 64,  $F = 0,4866$ ,  $p = 0,4880$ ), ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 64,  $F = 0,0170$ ,  $p = 0,8966$ ) se neprokázal.

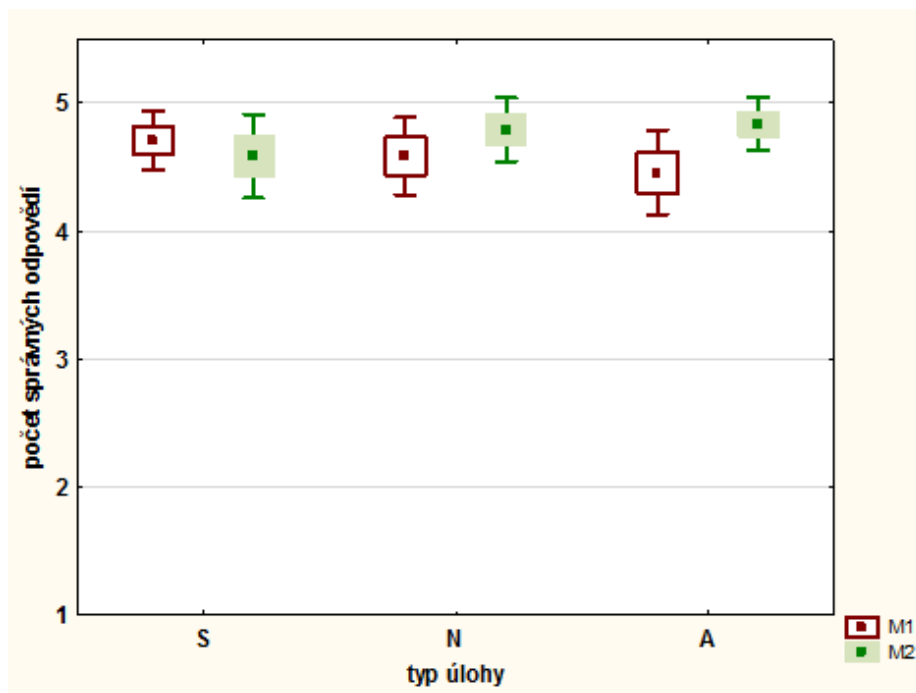


**Graf 8 -Vliv typu úlohy na změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 1. a 2. simultánním testem v učení (L1, L2) u podnětu barva.**

**Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.**

**Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).**

Rozdíly v počtu správných odpovědí se neprokázaly ani ve srovnání 1. a 2. paměťového testu (M1 a M2; lm ANOVA, Df = 1, 69, F = 3,203, p = 0,0779; Graf 9) a neprokázal se zde vliv žádného z faktorů: typu úlohy (lm ANOVA, Df = 2, 64, F = 0,122, p = 0,8857), pozitivního podnětu (lm ANOVA, Df = 1, 64, F = 0,089, p = 0,7665), věku (lm ANOVA, Df = 1, 64, F = 0,017, p = 0,8975), ani pohlaví (lm ANOVA, Df = 1, 64, F = 2,147, p = 0,1477).



**Graf 9 -Vliv typu úlohy na změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 1. a 2. paměťovým testem (M1, M2) u podnětu barva.**

**Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.**

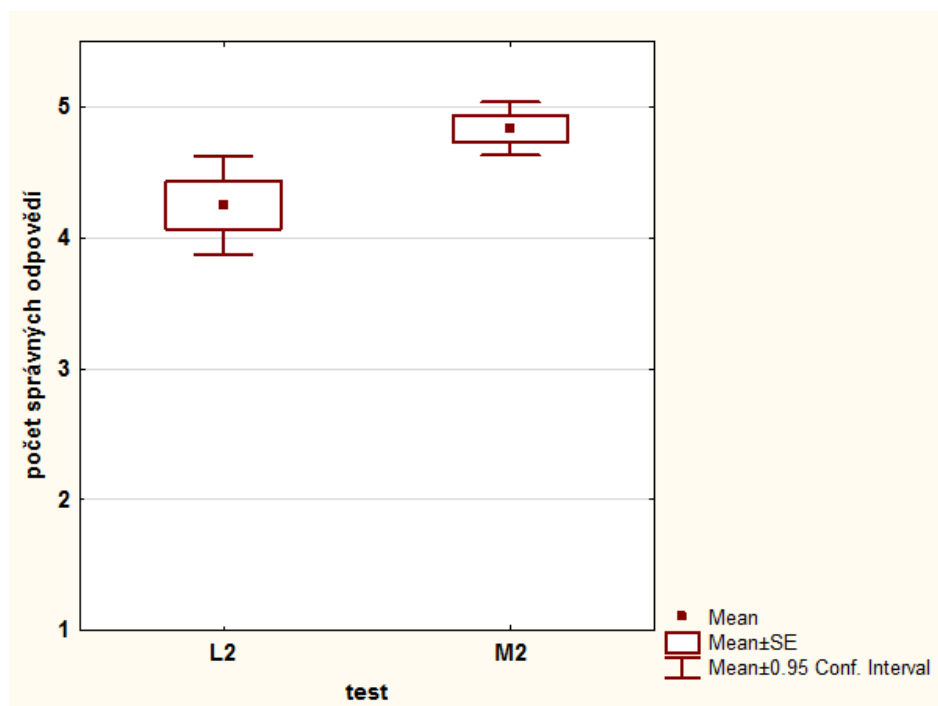
**Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).**

## Aréna

V arénové úloze se zlepšení ptáků v počtu správných odpovědí projevilo během diskriminačního učení podle barvy, tzn. ve srovnání 1. a 2. simultánního testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 15,8732$ ,  $p = 0,0006$ ; Graf 8), přičemž se neprojevil vliv pozitivního podnětu (S+; lm ANOVA, Df = 1, 20,  $F = 0,6064$ ,  $p = 0,4459$ ).

Změna v úspěšnosti ptáků v diskriminaci se projevovala i dále, což se ukázalo při srovnání 1. a 2. paměťového testu (M1 a M2; lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 8,0649$ ,  $p = 0,0093$ ; Graf 9). Vliv pozitivního podnětu se zde neprokázal (lm ANOVA, Df = 1, 20,  $F = 0,0005$ ,  $p = 0,9831$ ).

Zvýšení počtu správných odpovědí se ukázalo i ve srovnání 2. simultánního testu v učení s 2. paměťovým testem (L2 a M2; lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 11,8632$ ,  $p = 0,0022$ ; Graf 10), přičemž se zde rovněž neprojevil vliv pozitivního podnětu (S+; lm ANOVA, Df = 1, N = 20,  $F = 0,0100$ ,  $p = 0,9212$ ).



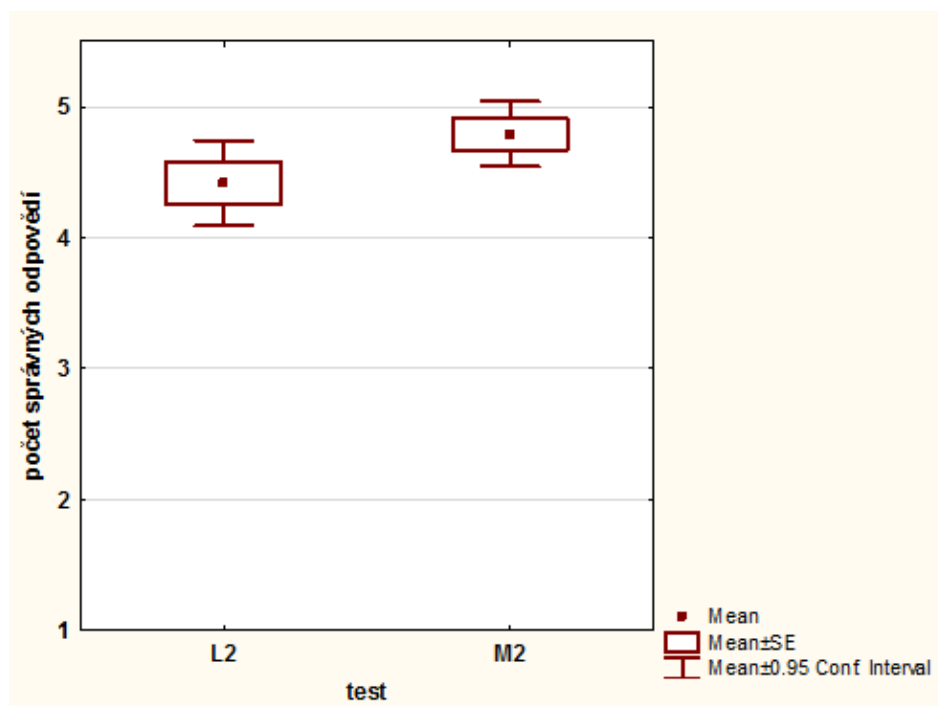
Graf 10 - Změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v arénové úloze u podnětu barva.

### Náhodná sekvence

I u náhodné sekvenční úlohy se ptáci naučili diskriminovat podle barvy už během diskriminačního učení, což se ukázalo ve srovnání 1. a 2. simultánního testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 6,0526$ ,  $p = 0,0218$ ; Graf 8). Vliv pozitivního podnětu (S+) se zde neprokázal (lm ANOVA, Df = 1, 20,  $F = 0,7566$ ,  $p = 0,3947$ ).

Ve srovnání 1. a 2. paměťového testu (M1 a M2) se změny v úspěšnosti ptáků neprojeví (lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 1,7164$ ,  $p = 0,2031$ ; Graf 9). Vliv pozitivního podnětu (S+) se neprokázal (lm ANOVA, Df = 1, 20,  $F = 1,6936$ ,  $p = 0,2079$ ).

Marginálně se ptáci zlepšili v počtu správných odpovědí mezi 2. simultánním testem v učení a 2. paměťovým testem (L2 a M2; lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 3,9554$ ,  $p = 0,0587$ ; Graf 11), přičemž zde pozitivní podnět (S+) neměl vliv (lm ANOVA, Df = 1, 20,  $F = 0,0124$ ,  $p = 0,9125$ ).

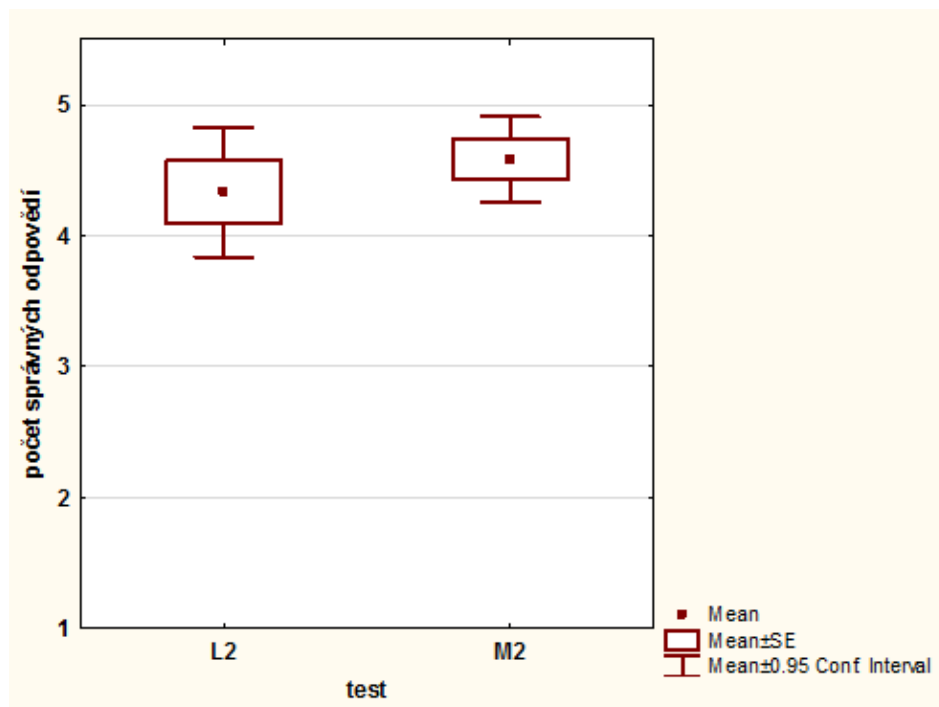


Graf 11 - Změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v náhodné úloze u podnětu barva.

### Pravidelná sekvence

V pravidelné sekvenční úloze se ptáci naučili diskriminovat podle barvy již v průběhu diskriminačního učení, což ukázalo srovnání 1. a 2. testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 7,1091$ ,  $p = 0,0138$ ; Graf 8). Vliv pozitivního podnětu ( $S^+$ ) se neprojevil (lm ANOVA, Df = 1, 20,  $F = 0,8333$ ,  $p = 0,3722$ ).

Mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) už k dalšímu zlepšení počtu správných odpovědí nedošlo (lm ANOVA, Df = 1, 23,  $F = 0,9452$ ,  $p = 0,3411$ ; Graf 12) a vliv pozitivního podnětu ( $S^+$ ) se zde neprokázal (lm ANOVA, Df = 1, 20,  $F = 0,8333$ ,  $p = 0,3722$ ).



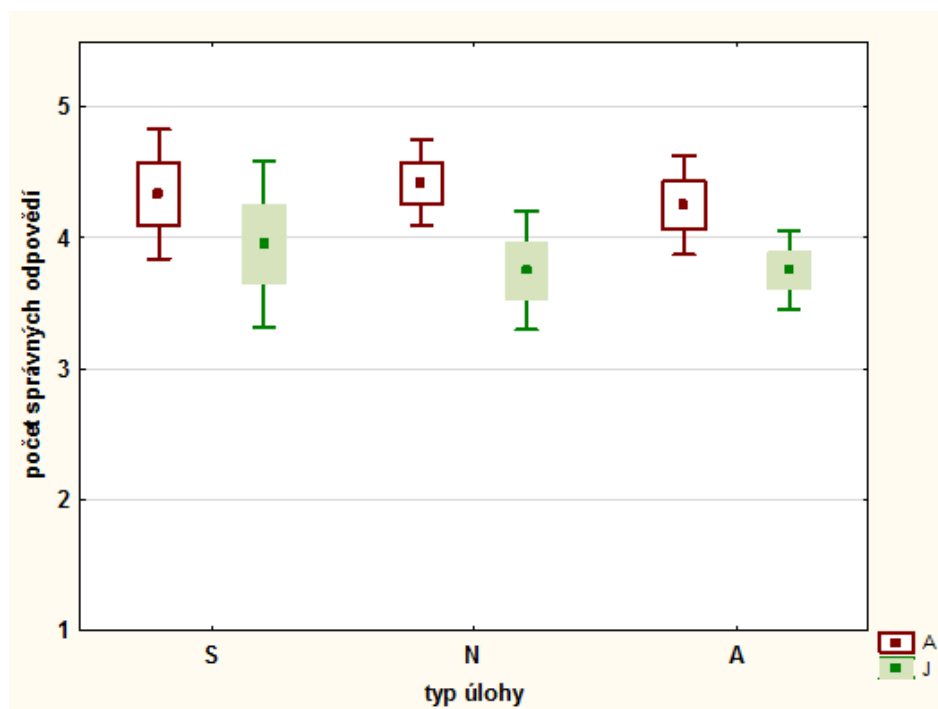
Graf 12 - Změny v počtu správných odpovědí dospělců mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v pravidelné úloze u podnětu barva.

V průběhu paměťového testu (mezi 1. a 2. paměťovým testem – M1 a M2) se již ptáci v počtu správných odpovědí nezlepšili (lm ANOVA, Df = 1, 23, F = 0,6832, p = 0,4170; Graf 9). Pozitivní podnět (S+) zde také neměl vliv (lm ANOVA, Df = 1, 20, F = 0,2334, p = 0,6342).

### 3.2.4 Vliv věku - srovnání diskriminace podle barvy u dospělců a mláďat

Při srovnání počtu správných odpovědí ve 2. simultánním testu v učení (L2) u dospělců a mláďat se ukázalo, že výrazně lepší výsledky v diskriminačním učení podle barvy měli dospělci (lm ANOVA, Df = 1, 127, F = 8,9211, p = 0,003384; Graf 13), a to bez ohledu na typ úlohy (lm ANOVA, Df = 2, 127, F = 0,2166, p = 0,805543) i na pozitivní podnět (S+; lm ANOVA, Df = 1, 127, F = 0,1934, p = 0,660850).



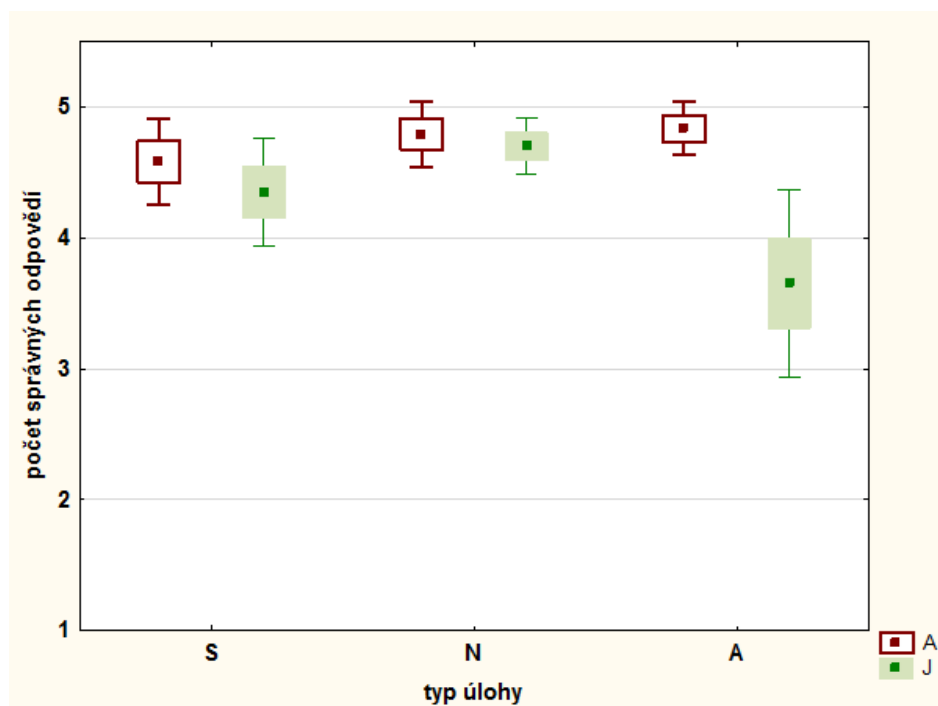


Graf 13 - Vliv typu úlohy na počet správných odpovědí dospělců a mláďat ve 2. simultánním testu v učení (L2) u podnětu barva.

Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.

Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).

Ve zhodnocení počtu správných odpovědí ve 2. paměťovém testu (M2) se rovněž projevil vliv věku - dospělci se úlohu naučili lépe než mláďata (lm ANOVA, Df = 1, 27, F = 10,7294, p = 0,001359; Graf 14), přičemž zde měl marginální vliv typ úlohy (lm ANOVA, Df = 2, 127, F = 2,9869, p = 0,054002). Ukázalo se, že arénová úloha se ptákům učila hůře než náhodná sekvence (Tukey HSD, p = 0,0434907). Mezi pravidelnou sekvenční úlohou a arénovou úlohou se rozdíl neprokázal (Tukey HSD, p = 0,5963772), stejně jako mezi pravidelnou a nepravidelnou sekvenční úlohou (Tukey HSD, p = 0,3152460). Vliv pozitivního podnětu (S+) se neprojevil (lm ANOVA, Df = 1, 127, F = 0,2456, p = 0,621026).



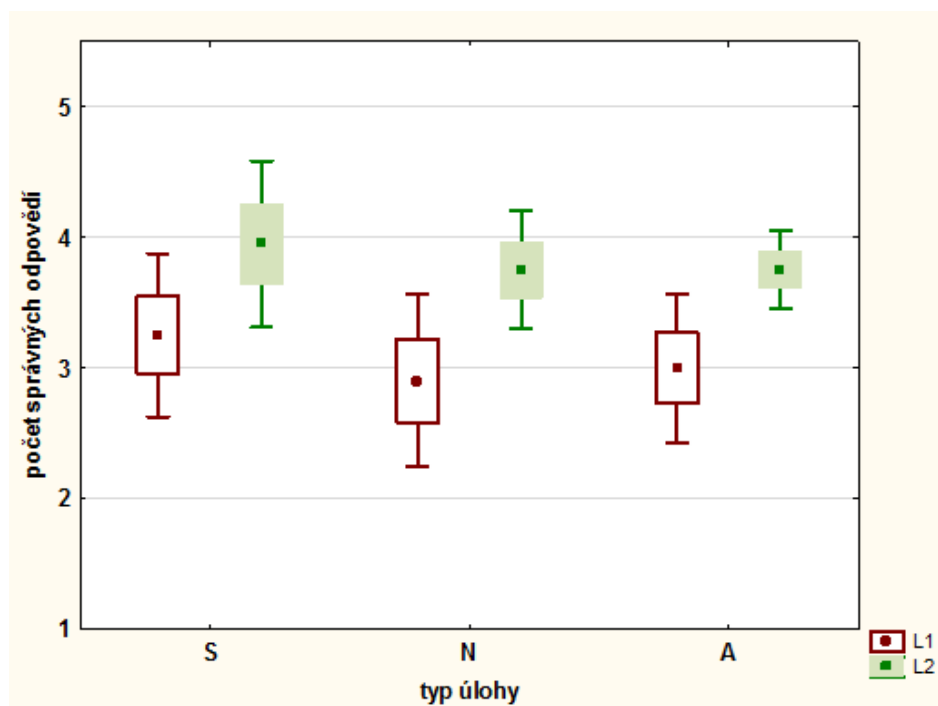
Graf 14 - Vliv typu úlohy na počet správných odpovědí dospělců a mlád'at ve 2. paměťovém testu (M2) u podnětu barva.

Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.

Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).

### 3.2.5 Diskriminace podle barvy u mlád'at

Ve zhodnocení počtu správných odpovědí mezi 1. a 2. simultánním testem v učení (L1 a L2) u mlád'at se ukázalo, že ptáci se naučili diskriminovat podle barvy (lm ANOVA,  $Df = 1, 59$ ,  $F = 17,2341$ ,  $p = 0,0001$ ), a to bez ohledu na typ úlohy (lm ANOVA,  $Df = 2, 55$ ,  $F = 0,4471$ ,  $p = 0,6418$ ; Graf 15) i na pozitivní podnět (S+; lm ANOVA,  $Df = 2, 55$ ,  $F = 0,7351$ ,  $p = 0,4841$ ).

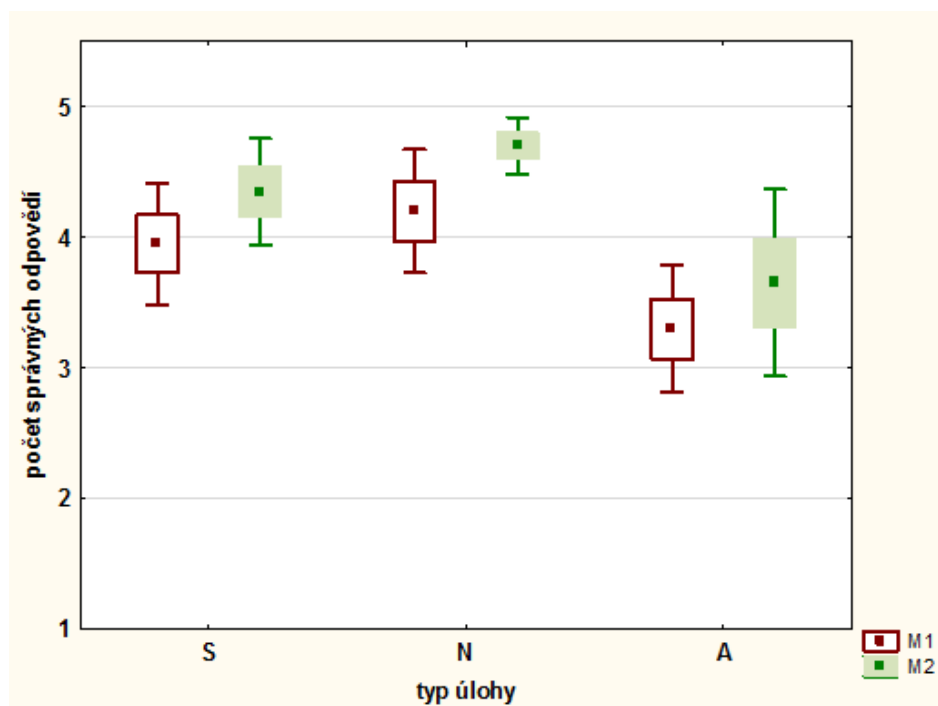


Graf 15 - Vliv typu úlohy na změny v počtu správných odpovědí mláďat mezi 1. a 2. simultánním testem v učení (L1, L2) u podnětu barva.

Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.

Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).

V průběhu paměťového testu (ve srovnání 1. a 2. paměťového testu – M1 a M2) se ptáci v počtu správných odpovědí zlepšili (lm ANOVA, Df = 1, 59,  $F = 6,9379$ ,  $p = 0,0108$ ). Vliv pozitivního podnětu ( $S^+$ ) se zde neprojevil (lm ANOVA, Df = 2, 55,  $F = 1,2828$ ,  $p = 0,2854$ ), ale prokázal se zde signifikantní vliv typu úlohy (lm ANOVA, Df = 2, 55,  $F = 7,3992$ ,  $p = 0,0014$ ; Graf 16). Arénová úloha se ptákům učila hůře ve srovnání jak s náhodnou sekvenční úlohou (Tukey HSD,  $p = 0,0001627$ ), tak i ve srovnání s pravidelnou sekvenční úlohou (Tukey HSD,  $p = 0,0123904$ ). Mezi náhodnou a pravidelnou sekvenční úlohou se rozdíl neprokával (Tukey HSD,  $p = 0,4048398$ ).



Graf 16 - Vliv typu úlohy na změny v počtu správných odpovědí mláďat mezi 1. a 2. paměťovým testem (M1, M2) u podnětu barva.

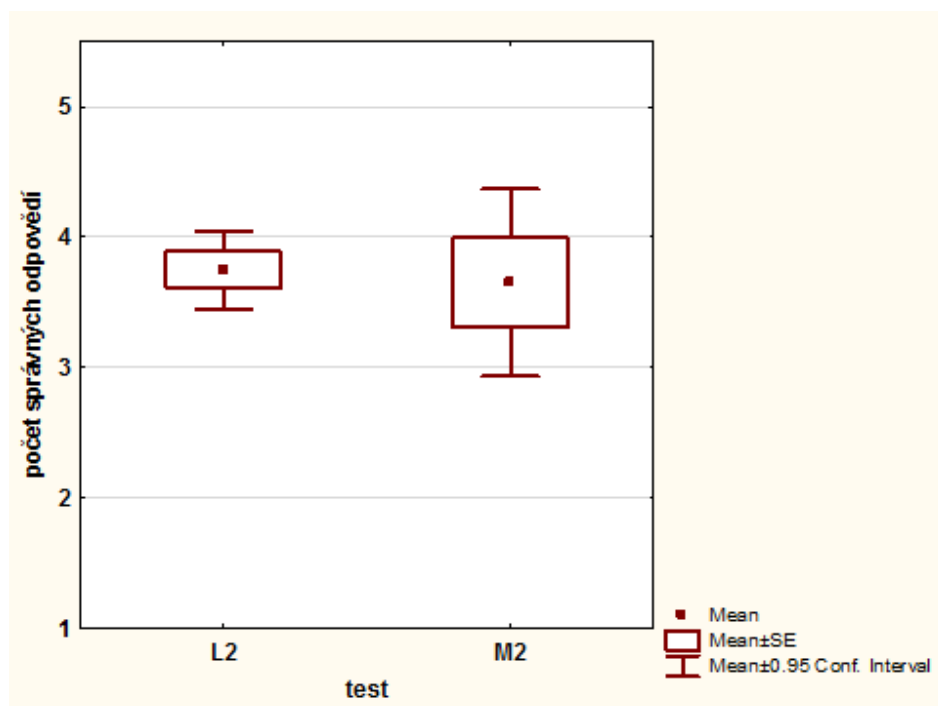
Kategorie: S - pravidelná úloha, N - náhodná úloha, A - aréna.

Boxy znázorňují průměr, střední chybu průměru a konfidenční interval (0,95).

## Aréna

U arénové úlohy se u mláďat projevilo zlepšení v diskriminaci podle barvy již v průběhu diskriminačního učení, tzn. ve srovnání 1. a 2. simultánního testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 19,  $F = 5,6623$ ,  $p = 0,028$ ; Graf 15), přičemž vliv pozitivního podnětu (S+) se zde neprojevilo (lm ANOVA, Df = 1, 18,  $F = 1,2954$ ,  $p = 0,270$ ).

Mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) se již mláďata dále v počtu správných odpovědí nezlepšila (lm ANOVA, Df = 1, 19,  $F = 0,0909$ ,  $p = 0,7663$ ; Graf 17). Pozitivní podnět (S+) zde vliv neměl (lm ANOVA, Df = 1, 18,  $F = 1,1328$ ,  $p = 0,3031$ ).



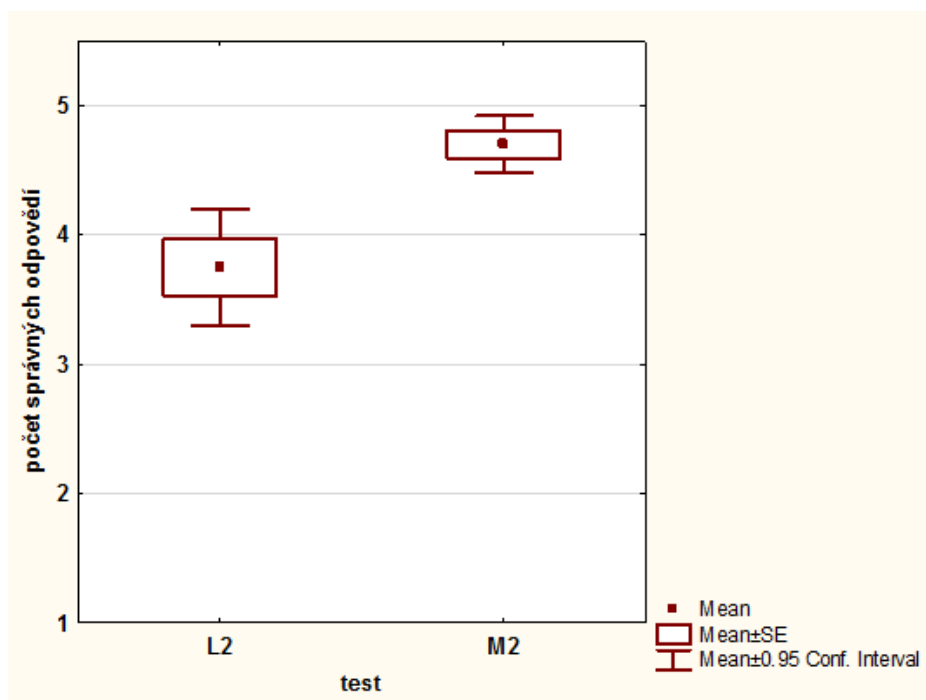
Graf 17 - Změny v počtu správných odpovědí mláďat mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v arénové úloze u podnětu barva.

Ani ve srovnání 1. a 2. paměťového testu (M1 a M2) už se neukázala změna v úspěšnosti ptáků (lm ANOVA, Df = 1, 19, F = 1,09401, p = 0,3087; Graf 16) a vliv pozitivního podnětu (S+) se neprokázal (lm ANOVA, Df = 1, 18, F = 2,90804, p = 0,1053).

### Náhodná sekvence

U náhodné sekvenční úlohy se mláďata zlepšila v počtu správných odpovědí už mezi 1. a 2. simultánním testem v učení podle barvy (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 19, F = 6,1627, p = 0,0226; Graf 15). Vliv pozitivního podnětu (S+) se neprojevil (lm ANOVA, Df = 1, 18, F = 2,4600, p = 0,1342).

Změna v úspěšnosti mláďat se ukázala i ve srovnání 2. simultánního testu v učení (L2) a 2. paměťového testu (M2; lm ANOVA, Df = 1, 19, F = 20,2330, p = 0,0002; Graf 18). Pozitivní podnět (S+) zde neměl vliv (lm ANOVA, Df = 1, 18, F = 0,0657, p = 0,8006).



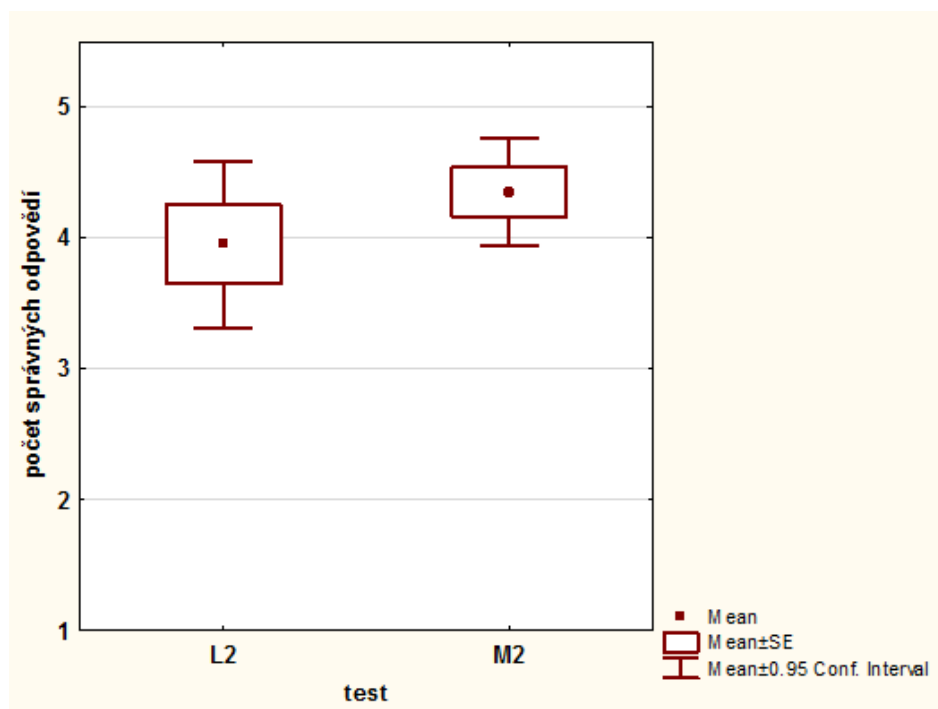
**Graf 18 - Změny v počtu správných odpovědí mláďat mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v náhodné úloze u podnětu barva.**

I ve srovnání 1. a 2. paměťového testu (M1 a M2) se projevilo zlepšení mláďat v počtu správných odpovědí (lm ANOVA, Df = 1, 19,  $F = 4,5238$ ,  $p = 0,0467$ ; Graf 16). Ani zde se neprokázal vliv pozitivního podnětu (S+; lm ANOVA, Df = 1, 18,  $F = 0,0199$ ,  $p = 0,8894$ ).

### **Pravidelná sekvence**

U pravidelné sekvenční úlohy se změna v úspěšnosti mláďat projevila už v průběhu diskriminačního učení podle barvy, tzn. ve srovnání 1. a 2. testu v učení (L1 a L2; lm ANOVA, Df = 1, 19,  $F = 4,87435$ ,  $p = 0,0398$ ; Graf 15), přičemž se vliv pozitivního podnětu (S+) neprojevil (lm ANOVA, Df = 1, 18,  $F = 0,59687$ ,  $p = 0,4498$ ).

Mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) se mláďata již dále v počtu správných odpovědí nezlepšovala (lm ANOVA, Df = 1, 19,  $F = 2,9231$ ,  $p = 0,1036$ ; Graf 19). Byl zde prokázán vliv pozitivního podnětu - červená barva kořisti se mláďatům učila lépe než zelená (S+; lm ANOVA, Df = 1, 18,  $F = 7,5372$ ,  $p = 0,0133$ ).



**Graf 19 - Změny v počtu správných odpovědí mláďat mezi 2. simultánním testem v učení (L2) a 2. paměťovým testem (M2) v pravidelné úloze u podnětu barva.**

V rámci paměti (tzn. mezi 1. a 2. paměťovým testem – M1 a M2) se již zlepšení mláďat neprojevovalo (lm ANOVA, Df = 1, 19, F = 2,4516, p = 0,1339; Graf 16), ale opět se zde prokázal vliv pozitivního podnětu - červenou barvu se mláďata naučila lépe než zelenou (S+; lm ANOVA, Df = 1, 18, F = 4,5593, p = 0,0467).

## 4. DISKUSE

### 4.1 Preferenční úloha

Cílem preferenční úlohy bylo především zjistit, zda testovaní ptáci preferují některou z předkládaných variant kořisti. Pokud by byla zjištěna preference některého z podnětů, bylo nutno také ověřit, zda tato preference ovlivnila výsledky diskriminačního učení a paměťového testu, neboť zde byl předpoklad, že pokud by testovaný pták preferoval budoucí pozitivní podnět, mohlo mu to usnadnit diskriminační učení, protože by si přirozeně vybíral preferovaný, a tudíž pozitivní podnět.

#### 4.1.1 Preference barvy

Výsledky analýzy preference barvy u mláďat ukázaly jejich preferenci pro červeně zbarvené plošnice. Důvodem může být to, že naivní mláďata neměla dosud žádnou zkušenost s barvou kořisti, takže si v důsledku své přirozené zvědavosti vybírala atraktivní a výraznou a dobře viditelnou barvu, jakou je právě červená. Ke stejnému výsledku, preferenci červených ploštic u mláďat sýkor koňader, došla ve své práci Kišelová (2014). Stejně tak i v práci Schmidt & Schaefer (2004), ve které byli testováni dospělci i mláďata pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a jako předkládaná forma kořisti byly použity různě zbarvené jedlé kuličky, se u dospělců neprojevila žádná preference pro určitou barvu, zatímco mláďata preferovala červeně zbarvené kuličky.

Oproti tomu u dospělců se neprojevila preference ani pro zelenou, ani pro červenou barvu ploštic. Ke stejnému výsledku došli ve své studii Schmidt & Schaefer (2004). Je překvapivé, že se u dospělců neprojevila předpokládaná preference pro zelenou barvu plošnice, protože v jejich přirozeném prostředí má jedlá kořist často zelené, kryptické zbarvení. Podle Schmidt & Schaefer (2004) je jedním z možných vysvětlení, že dospělí ptáci měli již zkušenost z přírody s různě zbarvenou kořistí, kterou však nemusí představovat vždy jen hmyz. Do potravního spektra sýkor patří mimo jiné u různé plody a semena rostlin, které mohou být v různých stupních zralosti různě zbarvené. Reakci testovaných ptáků na barvu předkládaných podnětů tedy mohla kromě zkušenosti s aposematickým hmyzem ovlivnit i zkušenost s různě zbarvenými plody. Rozdílnou preferenci barev v závislosti na tom, zda se při výběru kořisti jedná o hmyz nebo o plod, potvrzují i další studie (Gamberale-Stille *et al.* 2007, Gamberale-Stille & Tullberg 2001).



Dalším možným vysvětlením, proč dospělí ptáci neprojevovali očekávanou averzi vůči předkládaným červeně zbarveným plošticím, je absence vzoru u této umělé kořisti (viz níže, kap. 4.1.2).

#### 4.1.2 Preference vzoru

Analýza preference vzoru (testovaná pouze u dospělců) neodhalila žádnou preferenci ptáků pro skvrnitý ani pruhovaný vzor kořisti, a to i přesto, že experimentální vzory umělých ploštic byly navrženy podle reálných ploštic z přírody, tudíž se s těmito vzory mohli dospělí ptáci již dříve ve svém přirozeném prostředí setkat. Možným vysvětlením je, že v přírodě se ptáci při diskriminaci hmyzu zaměřují na rozlišování vzoru u aposematically (červeně apod.) zbarvené kořisti, kdežto v experimentu bylo diskriminační učení podle vzoru testováno na zeleně zbarvených plošticích s černým vzorem. Ptáci tedy v tomto případě nemuseli považovat žádný ze dvou předkládaných vzorů za varovný signál, protože nebyl spojen s aposematically zbarveným podkladem kořisti, a žádný z nich tudíž neupřednostňovali, resp. nezavrhovali. Tuto domněnku podporují např. výsledky práce Exnerové *et al.* (2006), kde byly dospělým sýkorám koňadrám v experimentu předkládány různě barevné formy (červenou, oranžovou, žlutou a bílou) ploštice ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), které však měly všechny stejný černý vzor. Sýkory odmítaly červenou, přírodní formu ploštice, zatímco s ostatními barevnými formami manipulovaly. Předpoklad, že vzor kořisti sám o sobě ptákům pro diskriminaci nestačí, pokud není spojen s určitým barevným podkladem, potvrzuje i práce Hauglund *et al.* (2006). V této studii byla testována mláďata kura domácího (*Gallus gallus domesticus*). Ukázalo se, že pruhovanému vzoru kořisti se ptáci vyhýbali jen v případech, kdy se objevoval na žlutě, tudíž aposematically zbarvené kořisti.

#### 4.1.3 Preference budoucího pozitivního podnětu

Preference pro budoucí pozitivní podnět a její vliv na výsledky testů se u dospělých ptáků projevil pouze u jediné experimentální skupiny, a to u ptáků testovaných na diskriminační učení podle podnětu typu vzor při arénové úloze. Ptáci, kteří preferovali budoucí pozitivní podnět, měli ve 2. paměťovém testu vyšší počet správných odpovědí, jejich preference jim tedy mohla usnadnit diskriminační učení.

V případě mláďat se projevila souvislost preference budoucího pozitivního podnětu s vyšším počtem správných odpovědí jak na konci diskriminačního učení, tak i u 2. paměťového testu, a to pouze u skupiny mláďat testovaných na diskriminační učení podle barvy při pravidelné sekvenční úloze.

## **4.2 Diskriminační učení a paměť**

### **4.2.1 Vliv typu podnětu na diskriminační učení a paměť**

V této práci jsme srovnávali diskriminační učení podle dvou typů podnětů, barvy a vzoru. Testovaní ptáci se naučili diskriminovat lépe pomocí barvy než pomocí vzoru. Barva byla efektivnějším diskriminačním podnětem jak pro dospělé ptáky, tak i pro mláďata. Tento závěr je v souladu s výsledky dalších studií, podle kterých je barva pro ptačí predátory významnějším diskriminačním podnětem než vzor. Terhune (1977) ve svém experimentu testovala, které komponenty vizuálních podnětů jsou zásadní pro diskriminační učení amerických sojek rodu *Aphelocoma* a zjistila, že sojky rozpoznávaly jedlou kořist nejlépe podle barvy. Také práce Aronsson & Gamberale-Stille (2008) potvrzuje větší význam barvy než vzoru u aposematického zbarvení. V této studii byla testována mláďata kura domácího (*Gallus gallus domesticus*), kterým se předkládaly jako diskriminační podnět kousky moučných červů umístěných na papírových obdélníčkách nesoucích několik kombinací dvou různých barev a dvou různých vzorů. Ukázalo se, že kuřata nediskriminovala kořist podle vzoru, ale jen podle barvy. Další studie stejných autorů (Aronsson & Gamberale-Stille 2012) rovněž potvrzuje, že barva má větší význam oproti vzoru a je nejdůležitější složkou aposematického zbarvení pro diskriminační učení predátorů.

V experimentu autorů Gamberale-Stille & Guilford (2003), zaměřeném na srovnání vlivu kontrastu a barvy na účinnost aposematických signálů, byla testována rovněž mláďata kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) a jako diskriminační podnět byly použity malé modré a červené papírové kornoutky, které se pokládaly buď na stejnobarevný, nebo kontrastní podklad, a do kterých se vkládaly jedlé nebo nejedlé granule. Výsledky testu ukázaly, že kuřata, která mohla diskriminovat pouze podle kontrastu, se úlohu nenaučila, na rozdíl od kuřat, která v úloze diskriminovala podle barvy.

#### 4.2.2 Vliv věku na diskriminační učení a paměť

Jedním z cílů této práce bylo zjistit, zda se liší v úspěšnosti diskriminačního učení dospělí, v přírodě odchycení ptáci, a naivní, ručně odchovaná mláďata. Předpokládali jsme, že dospělí ptáci se budou učit lépe a rychleji díky svým zkušenostem z přírody. Tento předpoklad podporovala i skutečnost, že ke stejnému výsledku, větší úspěšnosti dospělých ptáků oproti mláďatům, došly ve svých pracích i Šimánková (2011), Kuncová (2014), Kišlová (2014) a Exnerová *et al.* (2015). V souladu s naším předpokladem se ukázalo, že výrazně lepší výsledky v diskriminačním učení podle barvy měli dospělci, a to bez ohledu na to, zda byli učeni pomocí pravidelné, náhodné či arénové úlohy. Na lepší úspěšnost dospělců nemělo vliv ani to, zda pozitivní podnět představovala ploštice červená či zelená. Dospělci měli v porovnání s mláďaty signifikantně lepší výsledky i v závěrečném paměťovém testu. Při něm se největší rozdíl projevil v arénové úloze, kterou se mláďata naučila prokazatelně hůře než dospělci.

Možným důvodem vyšší míry úspěšnosti diskriminačního učení u dospělců mohou být jejich předchozí zkušenosti s nejdou kořistí v přirozeném prostředí, které způsobují větší opatrnost ptáků a usnadňují jim diskriminační učení (Lindström *et al.* 2001). Naivní ptáčata oproti dospělcům žádnou zkušenost s nejdou kořistí neměla, což mohlo být příčinou menší efektivity jejich diskriminačního učení v experimentu.

Franks & Thorogood (2018) ve svém experimentu porovnávali vliv věku na učení u divoké populace novozélandské medosavky hvízdavé (*Notiomystis cincta*), a to pomocí krmítek s otvory, jejichž barva indikovala odměnu ve formě nektaru. Ukázalo se, že úlohu se naučily obě věkové skupiny, ale mláďata více než dospělci opakovaně prozkoumávala i otvory, které neunesly barevný podnět, zatímco dospělci se při výběru otvoru řídili více barevným podnětem. Mláďata se více řídila umístěním otvorů a strávila více času hledáním potravy než dospělci. Mláďata mohla být oproti dospělcům znevýhodněna, protože měla méně příležitostí k učení a generalizaci podnětů a nemohla použít nejvýhodnější strategie hledání potravy. Studie potvrzuje, že strategie učení a vyhledávání potravy pomocí různých podnětů se s věkem mění.

#### 4.2.3 Vliv pohlaví na diskriminační učení a paměť

U dospělců testovaných na diskriminaci podle barvy se v závěrečném paměťovém testu projevil signifikantní vliv pohlaví. Samice měly v tomto testu vyšší počet správných odpovědí než samci. Lepší diskriminační učení podle barvy u samic bylo prokázáno i v dalších pracích. Exnerová *et al.* (2015) ve svém experimentu zjistili, že samice sýkory koňadry se vyhýbaly aposematickým plošticím více než samci. Ve studii prováděné na křepelích viržinských (*Colinus virginianus*; Mastrota & Mench 1994) samice vykazovaly více než samci averzivní chování vůči červeně a oranžově nabarvené potravě. Bylo zde také zjištěno, že tato averze k barvám se u samic, na rozdíl od samců, zvyšuje s věkem. Možným důvodem je, že samice zkonzumují více hmyzu a také učí mláďata vyhýbat se toxické kořisti. Překvapivě v jiné studii stejných autorů (Mastrota & Mench 1995) nebyl v averzi k barvám u křepelů nalezen žádný rozdíl mezi pohlavími, což si autoři vysvětlují věkovými rozdíly testovaných ptáků v obou studiích. Lepší paměť samic sýkory koňadry ve srovnání se samci byla zjištěna také při úloze v učení pomocí pozorování, kdy měli ptáci najít úkryty s potravou poté, co měli možnost sledovat jejich umístění (Brodin & Urhan 2015).

#### 4.2.4 Vliv typu úlohy na diskriminační učení a paměť

Hlavním cílem této práce bylo zjistit, zda je míra a efektivita diskriminačního učení vůči aposematické kořisti ovlivněna typem diskriminační úlohy a zda typ úlohy ovlivňuje schopnost zapamatování si naučené diskriminace podnětů. Experiment zahrnoval dva typy sekvenční úlohy - pravidelnou a náhodnou, a jeden typ simultánní úlohy - arénovou. Testovali jsme, zda simultánní předložení obou typů diskriminovaného podnětu najednou bude pro ptáky jednodušší úlohou než samostatné předkládání obou typů podnětu zvlášť, v sekvenci za sebou. Simultánní diskriminační úlohy jsou považovány pro predátory za jednodušší než sekvenční, protože v simultánní úloze má zvíře možnost přímého srovnání obou typů podnětu, zatímco v sekvenční úloze musí srovnat prezentovanou kořist se zkušenostmi s jinou kořistí v minulosti (Shapiro *et al.* 2008). Z toho důvodu jsme předpokládali, že pro ptáky bude složitější rozpoznávat podněty, když se s nimi budou setkávat sekvenčně, bez možnosti okamžitého srovnání. Nicméně simultánní možnost výběru kořisti není v přírodě častým jevem, predátor ve většině případů objeví v jednu chvíli pouze jednu kořist a je nucen se rozhodnout, zda ji lovit nebo nechat být. Proto jsou adaptace

predátorů na sekvenční možnost výběru považovány za evolučně výhodnější než mechanismy simultánního výběru (Shapiro *et al.* 2008).

Výsledky našeho experimentu ukázaly, že u dospělců testovaných na diskriminaci podle barvy se neprojevil rozdíl v počtu správných odpovědí v souvislosti s tím, ve které ze tří diskriminačních úloh byli testováni, a to ani v průběhu diskriminačního učení, ani v závěrečném paměťovém testu. Dospělí ptáci se tedy naučili diskriminovat podněty podle barvy bez ohledu na to, jakou formou jim byly podněty předkládány. Podobně i u mláďat testovaných na diskriminaci podle barvy se neprojevil vliv typu diskriminační úlohy na úspěšnost v druhém testu v učení, při kterém se ukázalo, že se mláďata naučila diskriminovat ve všech třech typech úlohy stejně efektivně. Signifikantní vliv typu úlohy se však u mláďat projevil v závěrečném paměťovém testu, jehož úspěšnost byla v arénové úloze výrazně horší ve srovnání s paměťovým testem jak v pravidelné, tak i v náhodné sekvenční úloze. U dospělců testovaných na diskriminaci podle vzoru se ukázalo, že aréna je pro ptáky složitější úlohou ve srovnání s náhodnou sekvenční úlohou. V arénové úloze se u dospělců dokonce ani nezvýšila úspěšnost v průběhu diskriminačního učení, tato úloha byla tedy pro ně příliš náročná a nenaučili se ji. Na rozdíl od našeho předpokladu se tedy celkově jako nejtěžší typ úlohy pro ptáky ukázalo současné předložení více kusů kořisti v experimentální aréně. Nicméně u dospělců se signifikantní rozdíl projevil jen v případě, kdy byl diskriminovaným podnětem vzor.

Existuje pouze několik studií, které podobně jako tato diplomová práce srovnávají obtížnost simultánních a sekvenčních úloh. Beatty & Franks (2012) ve své práci přímo srovnali úroveň obtížnosti simultánní a sekvenční úlohy. Studie byla provedena na lidských subjektech, kterým byly na počítačových obrazovkách ukazovány obrázky 30 různých párů motýlů, a to buď každý pár najednou (tzn. simultánně), nebo každého motýla z páru odděleně za sebou (tzn. sekvenčně). Úkolem testovaných lidí bylo určit, zda jsou oba motýli v páru totožní nebo ne. Výsledky testu ukázaly, že pokud byly testovaným subjektům předkládány podněty sekvenčně, bylo pro ně obtížnější podněty rozeznávat, než pokud jim byly předkládány simultánně. Tento závěr není v souladu s touto diplomovou prací, což může mít několik důvodů. Zásadní příčinou rozdílných výsledků mohl být výběr odlišných testovaných subjektů. Experimenty testující diskriminaci podnětů vykazují rozdílné výsledky i v případě zkoumání živočišných druhů ze stejného řádu, jako jsou různé druhy pěvců (Passeriformes; Exnerová *et al.* 2006, Exnerová *et al.* 2008, Hotová Svádová *et al.* 2010); v případě testování tak rozdílných subjektů, jako je člověk a sýkora koňadra, lze

výsledky těžko srovnávat. Dalšími důvody odlišných výsledků může být jiný design experimentů, použití jiných typů podnětů nebo rozdílné uspořádání simultánní úlohy - předkládání pouze dvou kusů kořisti v simultánní úloze místo arény s výběrem více možností.

Vliv simultánních a sekvenčních úloh na učení byl přímo srovnán ve studii testující učení holubů (Lionello & Urcuioli 1998), avšak s použitím metody matching-to-sample (tzn. metody testování krátkodobé paměti pomocí přiřazování podnětu ke vzoru). Ptáci se v tomto experimentu naučili diskriminovat rychleji v simultánní než v sekvenční úloze, ale na konci učení byla úspěšnost ptáků v obou typech úlohy vyrovnaná.

Ve studii autorů Karlíková *et al.* (2016) byla u sýkor koňader testována diskriminace dvou typů živé kryptické kořisti - jedlého švába argentinského (*Blaptica dubia*) a nejedlé ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), na které byly z důvodu dosažení stejného vzhledu nalepeny papírky se stejným kryptickým vzorem. Ptákům byly tyto dva typy podnětů předkládány buď sekvenčně, nebo simultánně (obě varianty kořisti zároveň). Efektivita diskriminačního učení u dvou různých typů úloh nebyla v této práci přímo srovnávána, byl pouze sledován počet kusů napadené kořisti v obou typech úlohy. Bylo zjištěno, že při sekvenční úloze ptáci útočili na víc kusů kořisti než při simultánní úloze.

K podobnému výsledku dospěli autoři další práce, která srovnává vliv simultánních a sekvenčních úloh a zkoumá prostřednictvím meta-analýzy 38 studií a 40 živočišných druhů mechanismy výběru sexuálního partnera (Dougherty & Shuker 2015). Autoři porovnali výsledky obou typů úloh k testování preferencí výběru partnera u všech zkoumaných druhů a zjistili, že preference byly signifikantně silnější v případě testu s možností výběru (tj. simultánním testu) než v testu bez možnosti výběru (tj. sekvenčním testu). Tento rozdíl může být působen zvýšenými náklady za odmítnutí partnera v testu bez možnosti výběru - pokud jedinec zjistí, že už nebude mít možnost dalšího výběru partnera, bude se ochotněji pářit s náhodným partnerem. Analogickým srovnáním je tento závěr v souladu s výsledky našeho experimentu. Je možné, že rozdíly mezi úspěšností jednotlivých úloh byly ovlivněny množstvím odmítnuté kořisti. V sekvenční úloze mohou být pro predátora náklady spojené s odmítnutím kořisti větší než v simultánní úloze. Důvodem je, že pokud se predátor v sekvenční úloze rozhodne kořist odmítnout, nebude už mít zaručenu další příležitost nalezení potravy. Pravděpodobně z toho důvodu se predátoři v sekvenční úloze rozhodnou kořist ochutnat častěji než v simultánní úloze, v níž jim stačí pozřít jen část nabízené kořisti,

protože mají záruku zisku alespoň nějaké potravy. Je možné, že ptáci, kteří v rámci našeho experimentu v sekvenční úloze ochutnali víc nejdle kořisti, mohli získat silnější averzi vůči diskriminačnímu podnětu spojenému s nejdle látkou, a proto se naučili diskriminovat efektivněji než ptáci testovaní v simultánní úloze (Skelhorn & Rowe 2006a).

## 5. ZÁVĚR

Tématem této diplomové práce byl vliv typu diskriminační úlohy na rychlost a efektivitu diskriminačního učení vůči aposematické kořisti u ptačích predátorů. Cílem práce bylo porovnat rychlost a efektivitu diskriminačního učení a schopnost zapamatování si kořisti u ptačích predátorů ve dvou typech sekvenční úlohy – pravidelné a náhodné, a v jednom typu simultánní úlohy – arénové, dále zjistit, zda se případný rozdíl projevuje nezávisle na typu diskriminačního podnětu, porovnat efektivitu diskriminace u barvy a vzoru pro ptáky a také porovnat, zda se liší v úspěšnosti diskriminačního učení dospělí, v přírodě odchycení ptáci, a naivní, ručně odchovaná mláďata.

Na základě zjištěných výsledků lze konstatovat:

1. Sýkory se naučily diskriminovat lépe pomocí barvy než pomocí vzoru. Barva byla pro dospělé sýkory efektivnějším diskriminačním podnětem než vzor.
2. Dospělé sýkory se naučily diskriminovat podle barvy lépe než mláďata, a to nezávisle na typu úlohy.
3. Vliv věku u dospělých sýkor se projevil jen u některých úloh.
4. Vliv pohlaví se projevil jen u některých úloh.
5. Diskriminační úloha volný výběr v aréně se ukázala pro sýkory jako obtížnější než sekvenční úloha. Signifikantní rozdíl byl ale jenom u vzoru, který se sýkorám diskriminoval sám o sobě obtížněji.
6. Odlišné způsoby prezentace diskriminovaných podnětů mohou mít vliv na výsledky experimentů, jelikož mohou ovlivňovat rychlost a efektivitu diskriminačního učení, ale míra tohoto vlivu může souviset i s typem diskriminovaných podnětů.



## 6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

\*Sekundární citace jsou označeny hvězdičkou

**Aronsson, M., Gamberale-Stille, G.** (2008). Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour*, 75, 417-423.

**Aronsson, M., Gamberale-Stille, G.** (2012). Colour and pattern similarity in mimicry: evidence for a hierarchical discriminative learning of different components. *Animal Behaviour*, 84, 881-887.

**Aronsson, M., Gamberale-Stille, G.** (2013). Evidence of signaling benefits to contrasting internal color boundaries in warning coloration. *Behavioral Ecology*, 349-354.

**Aust, U., Range, F., Steurer, M., Huber, L.** (2008). Inferential reasoning by exclusion in pigeons, dogs, and humans. *Animal Cognition*, 11(4), 587-597.

\***Bates, H. W.** (1862). Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera: Heliconidae. *Transactions of the Entomological Society*, 23(3), 495-566.

**Beatty, C. D., Franks, D. W.** (2012). Discriminative predation: simultaneous and sequential encounter experiments. *Current Zoology*, 58(4), 649-657.

**Brodin, A., Urhan, A. U.** (2014). Interspecific observational memory in a non-caching *Parus* species, the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 649-656.

**Brodin, A., Urhan, A. U.** (2015). Sex differences in learning ability in a common songbird, the great tit-females are better observational learners than males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(2), 237-241.

**Cordóba-Aguilar, A., González-Tokman, D., González-Santoyo, I.** (2018). Insect behavior. From mechanisms to ecological and evolutionary consequences. Oxford: *Oxford University Press*, 416 s.

**Cott, H. B.** (1940). Adaptive Colorations in Animals. *London: Methuen*, 602 s.

- Cramp, S., Perrins, C.** (1993). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and north Africa. Vol. VII: The birds of the western palearctic. *Oxford: Oxford University Press*, 586 s.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A.** (2012). An Introduction to Behavioural Ecology. 4th edition. *Wiley-Blackwell*, 506 s.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., Christie, D.** (2007). Handbook of the birds of the world. Vol. 12.: Picathartes to tits and chickadees. *Barcelona: Lynx Edicions*, 815 s.
- Dougherty, L. R., Shuker, D. M.** (2015). The effect of experimental design on the measurement of mate choice: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 26(2), 311-319.
- Exnerová, A., Svádová, K., Štys, P., Barcalová, S., Landová, E., Prokopová, M., Fuchs, R., Socha, R.** (2006). Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 143-153.
- Exnerová, A., Svádová, K., Fousová, P., Fučíková, E., Ježová, D., Niederlová, A., Kopečková, M., Štys, P.** (2008). European birds and aposematic Heteroptera: review of comparative experiments. *Bulletin of Insectology* 61(1), 163-165.
- Exnerová, A., Hotová Svádová, K., Fučíková, E., Drent, P., Štys, P.** (2010). Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 723-728.
- Exnerová, A., Ježová, D., Štys, P., Doktorovová, L., Rojas, B., Mappes, J.** (2015). Different reactions to aposematic prey in 2 geographically distant populations of great tits. *Behavioral Ecology*, 1-10.
- Fabricant, S. A., Exnerová, A., Ježová, D., Štys, P.** (2014). Scared by shiny? The value of iridescence in aposematic signalling of the hibiscus harlequin bug. *Animal Behaviour* 90, 315-325.
- Fisher, J., Hinde, R. A.** (1949). The opening of milk bottles by birds. *British Birds*, 42, 347-357.
- Franks, V. R., Thorogood, R.** (2018). Older and wiser? Age differences in foraging and learning by an endangered passerine. *Behavioural Processes*, 148, 1-9.

- Gamberale-Stille, G., Tullberg, B. S.** (2001). Fruit or aposematic insect? Context-dependent colour preferences in domestic chicks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268, 2525-2529.
- Gamberale-Stille, G., Guilford, T.** (2003). Contrast versus colour in aposematic signals. *Animal Behaviour*, 65, 1021-1026.
- Gamberale-Stille, G., Hall, K. S. S., Tullberg, B. S.** (2007). Signals of profitability? Food colour preferences in migrating juvenile blackcaps differ for fruits and insects. *Evolutionary Ecology*, 21, 99-108.
- Gamberale-Stille, G., Balogh, A. C. V., Tullberg, B. S., Leimar, O.** (2012). Feature saltation and the evolution of mimicry. *Evolution*, 66(3), 807-817.
- Gamberale-Stille, G., Kazemi, B., Balogh, A., Leimar, O.** (2018). Biased generalization of salient traits drives the evolution of warning signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1877), 1-7.
- Goldsmith, T. H., Goldsmith, K. M.** (1979). Discrimination of colors by the black-chinned hummingbird, *Archilochus alexandri*. *Journal of comparative physiology*, 130(3), 209-220.
- Guilford, T.** (1986). How do 'warning colours' work? Conspicuousness may reduce recognition errors in experienced predators. *Animal Behaviour*, 34, 286-288.
- Ham, A. D., Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J.** (2006). Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4): 482-491.
- Hansen, B. T., Holen, O. H., Mappes, J.** (2010). Predators use environmental cues to discriminate between prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(12), 1991-1997.
- Hauglund, K., Hagen, S. B., Lampe, H. M.** (2006). Responses of domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*) to multimodal aposematic signals. *Behavioral Ecology*, 17, 392-398.
- Hotová Svádová, K., Exnerová, A., Kopečková, M., Štys, P.** (2010). Predator dependent mimetic complexes: Do passerine birds avoid Central European red-and-black Heteroptera? *European Journal of Entomology*, 107, 349-355.

- Ihalainen, E., Lindström, L., Mappes, J.** (2007). Investigating Müllerian mimicry: predator learning and variation in prey defences. *European Society for Evolutionary Biology, Journal Compilation*, 20, 780-791.
- Ihalainen, E., Rowland, H. M., Speed, M. P., Ruxton, G. D., Mappes, J.** (2012). Prey community structure affects how predators select for Müllerian mimicry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 2099-2105.
- Järvi, T., Sillén-Tullberg, B., Wiklund, Ch.** (1981). The Cost of Being Aposematic. An Experimental Study of Predation on Larvae of *Papilio Machaon* by the Great Tit *Parus Major*. *Oikos*, 36(3), 267-272.
- Karlíková, Z., Veselý, P., Beránková, J., Fuchs, R.** (2016). Low ability of great tits to discriminate similarly inconspicuous edible and inedible prey. *Ethology. International Journal of Behavioural Biology*, 22(2), 180-191.
- Kišelová, M.** (2014). Vliv barvy, tvaru a kontrastnosti kresby kořisti na diskriminační učení ptačích predátorů. *Univerzita Karlova v Praze*, diplomová práce, 58 s.
- Komárek, S.** (2004). Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy. Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání. *Praha: Dokořán*, 188 s.
- Kuncová, A.** (2014). Vliv vzoru, velikosti a kontrastu kořisti vůči podkladu na diskriminační učení ptačích predátorů. *Univerzita Karlova v Praze*, diplomová práce, 61 s.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J.** (1997). Imperfect Batesian mimicry – the effects of the frequency and the distastefulness of the model. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264, 149-153.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Mappes, J.** (1999). Reactions of hand-reared and wild-caught predators toward warningly colored, gregarious, and conspicuous prey. *Behavioral Ecology*, 10(3): 317-322.
- Lindström, L., Alatalo, R. V., Lyytinen, A., Mappes, J.** (2001). Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 268(1465), 357-361.
- Lindström, L., Lyytinen, A., Mappes, J., Ojala, K.** (2006). Relative importance of taste and visual appearance for predator education in Müllerian mimicry. *Animal Behaviour*, 72, 323-333.

- Lionello, K. M., Urcuioli, P.** (1998). Control by sample location in pigeons' matching to sample. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 70(3), 235-251.
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V., Lindström, L., Mappes, J.** (2001). Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behavioral Ecology*, 12(1), 65-70.
- Mappes, J., Marples, N., Endler, J. A.** (2005). The complex business of survival by aposematism. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(11), 598-603.
- Mastrota, F. N., Mench, J. A.** (1994). Avoidance of dyed food by the northern bobwhite. *Applied Animal Behaviour Science*, 42(2), 109-119.
- Mastrota, F. N., Mench, J. A.** (1995). Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour*, 50, 519-526.
- Meléndez-Ackerman, E., Campbell, D. R., Waser, N. M.** (1997). Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology*, 78(8), 2532-2541.
- \*Müller, F.** (1879). Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Proc. Entomol. Soc. Lond.* 1879, xx-xxiv.
- Pearce, J. M.** (2008). *Animal Learning & Cognition: an Introduction*. Third Edition. Hove and New York: Psychology Press, 420 s.
- Pegram, K. V., Rutowski, R. L.** (2014). Relative effectiveness of blue and orange warning colours in the contexts of innate avoidance, learning and generalization. *Animal Behaviour*, 92, 1-8.
- Phillmore, L. S.** (2008). Discrimination: From behaviour to brain. *Behavioural Processes*, 77, 285-297.
- Poulton, E. B.** (1890). *The colours of animals, their meaning and use, especially considered in the case of insects*. New York: D. Appleton & Co. 364 s.
- Riipi, M., Alatalo, R. V., Lindström, L., Mappes, J.** (2001). Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Letters to Nature*, 413, 512-514.
- Rönkä, K., De Pasqual, Ch., Mappes, J., Gordon, S., Rojas, B.** (2018). Colour alone matters: no predator generalization among morphs of an aposematic moth. *Animal Behaviour*, 135, 153-163.

- Rowe, C., Guilford, T.** (1999). The evolution of multimodal warning displays. *Evolutionary Ecology*, 13, 655-671.
- Rowe, C., Lindström, L., Lyytinen, A.** (2004). The importance of pattern similarity between Müllerian mimics in predator avoidance learning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 407-413.
- Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Speed, M. P.** (2004). Avoiding attack. The evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry. *New York: Oxford University Press*, 249 s.
- Schmidt, V., Schaefer, H. M.** (2004). Unlearned preference for red may facilitate recognition of palatable food in young omnivorous birds. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 919-925.
- Shapiro, M. S., Siller, S., Kacelnik, A.** (2008). Simultaneous and sequential choice as a function of reward delay and magnitude: Normative, descriptive and process-based models tested in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 34(1), 75-93.
- Sherratt, T. N.** (2002). The coevolution of warning signals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1492), 741-746.
- Sherratt, T. N.** (2008). The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften*, 95(8), 681-695.
- Shettleworth, S. J.** (2010). Cognition, Evolution, and Behavior. Second Edition. *New York: Oxford University Press*, 700 s.
- Shirihai, H., Svensson, L.** (2018). Handbook of western palearctic birds. Vol. II.: Passerines: flycatchers to buntings. *London: HELM, Bloomsbury Publishing Plc.*, 632 s.
- Sillén-Tullberg, B.** (1985). Higher survival of an aposematic than of a cryptic form of a distasteful bug. *Oecologia*, 67(3), 411-415.
- Skelhorn, J., & Rowe, C.** (2006a). Predator avoidance learning of prey with secreted or stored defences and the evolution of insect defences. *Animal Behaviour*, 72(4), 827-834.
- Skelhorn, J., & Rowe, C.** (2006b). Prey palatability influences predator learning and memory. *Animal Behaviour*, 71(5), 1111-1118.

- Skelhorn, J., Rowe, C.** (2009). Distastefulness as an antipredator defence strategy. *Animal Behaviour* 78, 761-766.
- Speed, M. P., Alderson, N. J., Hardman, Ch., Ruxton, G. D.** (2000). Testing Müllerian mimicry: an experiment with wild birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 725-731.
- Svádová, K., Exnerová, A., Štys, P., Landová, E., Valenta, J., Fučíková, A., Socha, R.** (2009). Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Animal Behaviour* 77, 327-336.
- Svensson, L., Mullarney, K., Zetterström, D.** (2012). Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého Východu. *Plzeň: Ševčík*, 447 s.
- Šimánková, H.** (2011). Personalita a kognitivní schopnosti u sýkory koňadry (*Parus major*). *Univerzita Karlova v Praze*, bakalářská práce.
- Šťastný, K., Bejček, V., Hudec, K.** (2006). Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001-2003. *Praha: Aventinum*, 463 s.
- Teng, Y., Vyazovska, O. V., Wasserman, E. A.** (2015). Selective attention and pigeons' multiple necessary cues discrimination learning. *Behavioural processes*, 112, 61-71.
- Terhune, E. C.** (1977). Components of a visual stimulus used by scrub jays to discriminate a Batesian model. *The American Naturalist*, 111(979), 435-451.
- Williams, D. I.** (1972). Discrimination learning in the pigeon with two relevant cues, one hard and one easy. *British Journal of Psychology*, 63(3), 407-409.